Vergleichende Untersuchungen

über

die Befestigung der Rippen an der Wirbelsäule

mit besonderer Berücksichtigung

ihrer Lage zur Arteria vertebralis.

Mit einer Tafel und 6 Figuren im Text.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen medicinischen Fakultät

der

Ruprecht Karls-Universität zu Heidelberg

vorgelegt von

Georg Schöne

approb. Arzt.

Dekan:
Geh. Rath Prof. Dr. KEHRER.

Referent:
Prof. Dr. MAURER.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1902.

Sonder-Abdruck aus: Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXI. Heft 1.

Allgemein betrachtete man in früherer Zeit sämmtliche in der Reihe der Fische beobachteten Rippenbildungen als homolog. Es lag dies um so näher, als die ihnen allen gemeinsam bleibende Anheftung am unteren Bogensystem auf die Abgliederung aller dieser Rippen von Theilen des unteren Bogens hinwies, worin entschieden ein einleuchtendes Kriterium für ihre Verwandtschaft gegeben war. Erst in den Jahren 1878/79 trennte GOETTE (XIII[1]) in seinen Beiträgen zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere die Rippen der Selachier von denen der Ganoiden, Dipnoer und Teleostier. Er erkannte in der Verschiedenheit ihrer Lage zum Septum horizontale und zur Muskulatur ein wesentliches Kriterium für ihre Unterscheidung. Während nämlich allen Fischen die Lage der Rippen in den transversalen Myosepten gemeinsam ist, finden sich Verschiedenheiten der Anordnung im Bereich dieser transversalen Septen selbst. Bei Selachiern bezeichnet die Kreuzungslinie des Septum transversum mit dem Septum horizontale die Bahn der Rippe, welche also sowohl

[1] Die römischen Zahlen hinter den Autorennamen verweisen auf das Litteraturverzeichnis am Schlusse der Arbeit.

zur dorsalen wie zur ventralen Muskulatur Beziehungen hat; bei den meisten Teleostiern, Ganoiden und Dipnoern bleibt die Rippe unabhängig vom Septum horizontale und der dorsalen Muskulatur und hält sich vielmehr an den medialen Rand des Septum transversum, wo sie in unmittelbarer Nachbarschaft des Peritoneums verläuft und nur die ventrale Muskulatur stützt. GOETTE bezeichnete demgemäß die Selachierrippen als obere, die der übrigen Fische als untere Rippen oder Pleuralbögen.

Entscheidend für die Richtigkeit der GOETTE'schen Unterscheidung wurde der Nachweis des gleichzeitigen Vorkommens oberer und unterer Rippen in einem Segment bei ein und demselben Thiere. Schon GOETTE selbst fand bei dem Crossopterygier Polypterus typische obere und untere Rippen in einem Segment vereinigt. Außerdem gelang es ihm einerseits bei einem Teleostier, dem Plectognathen Monacanthus penicilligerus, welchem allerdings Pleuralbögen fehlen, Homologa der Selachierrippen nachzuweisen; andererseits erinnerten ihn die abgegliederten Enden der Basalstümpfe am Schwanzrumpfübergang des Selachiers Carcharias an die Pleuralbögen der Teleostier. GÖPPERT (XI) vervollständigte GOETTE's Untersuchungen durch den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis der Homologie der Crossopterygier- mit der Selachierrippe, und stellte ferner die Deutung der Seitengräte bei Monacanthus als eines Homologons der Selachierrippe sicher. Außerdem gelang es ihm auch bei Teleostiern, welche mit einigen Ausnahmen Pleuralbögen besitzen, daneben in den BRUCH'schen Cartilagines intermusculares rudimentäre Selachierrippen nachzuweisen. GOETTE's Beobachtung bei dem Selachier Carcharias fügte er eine ähnliche bei Cestracion Philippi hinzu, wo er an einem Schwanzwirbel einen rudimentären Pleuralbogen zu erkennen glaubte. So kam er zu dem Resultat, dass für Crossopterygier, Selachier und Teleostier das gleichzeitige Vorkommen beider Rippenarten als das Ursprüngliche zu gelten habe. Bei der Mehrzahl der Ganoiden und Dipnoer seien jedoch Andeutungen von Resten oberer Rippen nicht vorhanden.

Die Rückbildung der unteren Rippen erklärte er aus einer Abnahme der Bedeutung der ventralen Muskulatur, in deren Dienst sie stehen. Das Schwinden der oberen Rippen konnte er aus dem Verhalten der Muskulatur nicht begründen.

Schon vor GÖPPERT's Veröffentlichung hatten sich HATSCHEK (XVI), RABL (XXIII), WIEDERSHEIM (XXVIII), BAUR (III a), DOLLO (VI und VII) den GOETTE'schen Anschauungen angeschlossen. Auch

Gegenbaur (X) hat die Zweiheit der Fischrippen zugegeben. Neuerdings hat auch Cligny (V) Goette's Resultate zur Grundlage seiner Untersuchungen bei Schlangen und fußlosen Sauriern gemacht.

Nachdem also die Verschiedenheit der Fischrippen gesichert ist, stellt sich für die höheren Wirbelthiere, zunächst die Amphibien, die Frage dahin, ob ihre Rippenbildungen überhaupt auf Fischrippen zu beziehen sind, und weiter, wenn dies möglich ist, ob sie den oberen Rippen oder den Pleuralbögen entsprechen.

Wie Göppert (XII) nachwies, entstehen die Amphibienrippen eben so wie die Fischrippen durch Abgliederung von einem dem Basalstumpf der Fische homologen Skelettheil. Damit ist also auch bei Amphibien ein deutlicher Hinweis auf die genetische Beziehung der Rippe zum unteren Bogensystem gegeben, und somit die erste Vorbedingung für die Vergleichung der Rippen der Amphibien und Fische überhaupt erfüllt.

Von den meisten Autoren sind die Rippen der Amphibien als Homologa der oberen Rippen der Fische gedeutet worden. Beide liegen im Septum horizontale und zeigen Beziehungen sowohl zur dorsalen wie zur ventralen Muskulatur. Das Verhalten der Muskulatur selbst lässt sich bei dem primitiven Urodelen Menobranchus anschließen an Zustände bei denjenigen Fischen, mit denen er das Vorhandensein oberer und das Fehlen unterer Rippen gemeinsam hat (Göppert). Denn bei beiden findet sich ein Tiefstand des horizontalen Myoseptums, welcher einer Schwäche der ventralen Muskulatur entspricht. Bei höheren Urodelen gewinnt allerdings die ventrale Muskulatur wieder an Stärke; das Septum horizontale wird dorsal verlagert; aber mit ihm auch die Rippe. Ähnlich folgt auch die Rippe bei Anuren dem Septum horizontale dorsalwärts. Es zeigt sich so auch bei den Urodelen, wie eng Rippe und Muskulatur zusammengehören und wie sehr das Verhalten der Rippe durch diejenige Muskulatur bestimmt wird, in deren Dienst sie steht. Diese Beobachtung bestärkt uns in der Überzeugung, dass in dem Verhältnis der Rippe zur Muskulatur ein wesentliches Moment für die Beurtheilung der Rippe gegeben sei. Die Rippen sind im Dienst der Muskulatur entstanden und erhalten geblieben, demgemäß wird ihre Ausbildung und Rückbildung sowohl wie ihre Verlagerung von der Muskulatur beherrscht. Es erscheint aber nicht glaublich, dass die Rippe jede Beziehung zu demjenigen Theil der Muskulatur aufgiebt, als dessen Produkt sie entstanden ist.

Es ist klar, dass dies Alles für die Homologie der Amphibienrippe

mit der der Selachier spricht. Eine untere Rippe müsste, um die Lage der Selachierrippe zu erreichen, ihre ursprünglichen Beziehungen zur ventralen Muskulatur ganz verloren und sich eingedrängt haben in die Bahn der oberen Rippe. Denn die Lage der Amphibienrippe im Septum horizontale entspricht durchaus den Zuständen bei Selachiern (Göppert). Es ist auch meines Wissens nie der Versuch gemacht worden, die Amphibienrippe mit der unteren Fischrippe zu homologisiren, wohl aber sind die Rippen der Amphibien wegen ihrer Zweiköpfigkeit als Doppelbildungen aufgefasst worden, und zwar vornehmlich von Goette (XIII), Dollo (VI und VII) und Cligny (V). Dollo und nach ihm Cligny halten die Amphibienrippe für ein Produkt der Verschmelzung je einer oberen und unteren Fischrippe. Goette dagegen sieht in der Rippe das Produkt der Verschmelzung der Rippen zweier benachbarter Segmente, entsprechend seiner Concrescenztheorie der Wirbelsäule. Im Gegensatz zu Dollo und Cligny hat Göppert nachgewiesen, dass die dorsale Rippenspange der Amphibien von der ventralen Hauptspange aus in dorsaler Richtung fortschreitend angelegt wird und dass sie derselben nicht als gleichwerthig zu erachten ist. Nach der Auffassung von Dollo und Cligny müsste die untere Fischrippe den wesentlichen Theil der Amphibienrippe darstellen. Sie müsste demnach ihre primitive Beziehung zur ventralen Muskulatur aufgegeben haben, was ich, wie bereits erwähnt, nicht für annehmbar halte. Dass auch die periphere Gabelung der Amphibienrippe nicht für die Annahme einer Doppelbildung verwerthet werden kann, hat bereits Göppert nachgewiesen, indem er auch bei Selachiern und Clupeiden Gabelungen der distalen Rippenenden beschrieb. Goette's Theorie der proximalen Gabelung der Rippe berührt unsere Frage zunächst nicht. Es erscheint uns demnach die Homologie der Amphibien- und Selachierrippe und damit auch die aller Rippen höherer Wirbelthiere mit den oberen Rippen der Fische gesichert.

Bei der näheren Untersuchung der Rippenbefestigung in den verschiedenen Gruppen der Amphibien hat nun Göppert Verschiedenheiten aufgedeckt, welche nicht nur an sich bedeutsam sind, sondern auch eine bestimmte Fragestellung für die Untersuchung der Rippenbefestigung der höheren Wirbelthiere ergeben.

Wie erwähnt, konnte Göppert die Abgliederung der Amphibienrippe von einem dem Basalstumpf der Selachier homologen Skelettheil nachweisen. Er wandte nun seine Aufmerksamkeit auf die Art und Weise, wie sich bei der erwähnten dorsalen Verlagerung

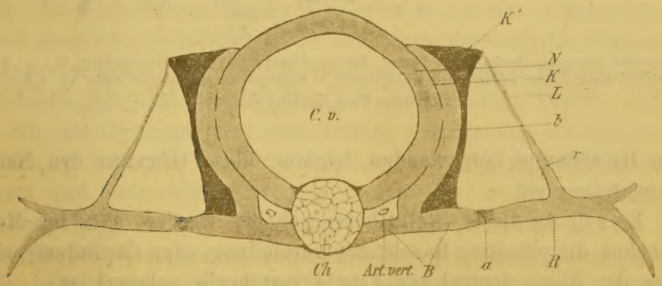
der Rippe in der Reihe der Amphibien die Verschiebung der Rippenbefestigung auf den oberen Bogen vollzieht. Die Untersuchung ergab vor Allem, dass sich an diesem Wanderungsprocess außer der Rippe selbst auch ein Theil des Basalstumpfes betheiligt, an welchem die Rippe befestigt ist.

Es ist demnach bei Amphibien zwischen Neuralbogen und Rippe ein dorsal verlagerter Theil des unteren Bogens eingeschaltet.

Bei Gymnophionen besteht eine doppelte Rippenverbindung: die ventrale, welche wir auch als Capitulumverbindung bezeichnen können, betrachtet GÖPPERT als die wesentliche, die dorsale, welche die Rippe mit dem vorderen Gelenkfortsatz eingeht, als eine sekundäre. Das Capitulum artikulirt an einem einfachen stabförmigen Fortsatz des Neuralbogens. GÖPPERT konnte nachweisen, dass dieser Fortsatz am Schwanztheil auf die unteren Bögen hinabrückt, wo er dann einem Basalstumpf durchaus homolog erscheint. Weitere Komplikationen fanden sich nicht. Er schloss daraus, dass die dorsale Verlagerung des Basalstumpfes und der Rippe als ein einfaches Hinübergleiten des Basalstumpfes auf den oberen Bogen aufzufassen ist.

Auch bei dem primitiven Urodelen Menobranchus (s. Textfig. 1) hat der Basalstumpf bereits einen neuen Halt am Neuralbogen ge-

Fig. 1.

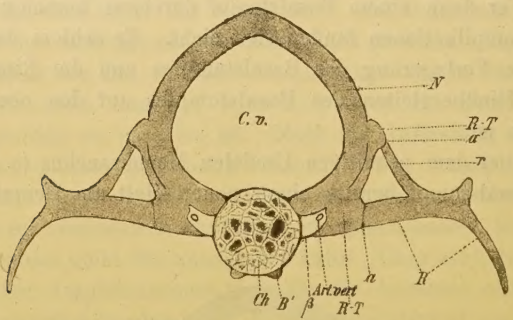


Menobranchus lateralis. Larve. 43 mm. Dritter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *L* Ligament zwischen der dorsalen Rippenspange (*r*) und der knöchernen Verbreiterung *K'* des Rippenträgers. Sonstige Bezeichnungen siehe am Schluss der Arbeit. Nach GÖPPERT (XII).

wonnen. Der Unterschied gegen die Gymnophionen liegt aber darin, dass er den Halt am Wirbelkörper nicht zugleich aufgegeben hat. Der Basalstumpf gleitet hier nicht wie bei Gymnophionen als ein Ganzes auf den oberen Bogen hinauf, sondern entsendet eine dor-

sale Spange, welche sich dem Neuralbogen anlegt und an ihm dorsalwärts emporschiebt. Mit dieser dorsalen Spange des Basalstumpfes verbindet sich auch diejenige der Rippe. Die dorsale Basalstumpfspange entspringt nun nicht an der Stelle, wo der den Basalstumpf darstellende Knorpelstab der Elastica chordae aufsitzt, sondern erst etwa in der Mitte seiner Länge; sie zieht lateral an der dorsal vom Basalstumpf zu beiden Seiten der Wirbelsäule vom Kopf zum Schwanzende verlaufenden Arteria vertebralis collateralis vorüber und legt sich erst dann seitlich an den Neuralbogen an. Auf diese Weise kommt die Arteria vertebralis in einen knorpeligen Kanal zu liegen, welcher später verknöchert. Für den ganzen die Verbindung der Rippe mit dem Wirbelkörper und Neuralbogen vermittelnden. aus

Fig. 2.



Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. Vierter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *B'* dem primitiven Basalstumpf zugehöriges Knorpelstück. Sonstige Bezeichnungen siehe am Schluss der Arbeit. Nach GÖPPERT (XII).

dem Basalstumpf entstehenden Apparat führte GÖPPERT den Namen Rippenträger ein.

Es soll an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass bei Menobranchus die primitive Basalstumpfverbindung oder Capitulumverbindung der Rippe ventral zur Arteria vertebralis gelagert ist.

Bei Salamandrinen (s. Textfig. 2) findet sich das Septum horizontale und damit die Rippe viel weiter dorsal verlagert als bei Menobranchus. Damit wird der Schwerpunkt der Rippenverbindung immer mehr auf den oberen Bogen verlegt. Die primitive, ventral von der Arteria vertebralis gelegene Basalstumpfverbindung verliert an Bedeutung, wird schwächer und schwächer und schließlich nicht mehr knorpelig, sondern nur noch als feiner Knochenstab angelegt. Es

hat damit die Capitulumverbindung der Rippe eine wesentlich dorsale Lage zur Arteria vertebralis erreicht.

Wir sehen also in der Reihe der Urodelen die Capitulumverbindung unter Bildung eines Rippenträgers die ursprüngliche ventrale Lagerung zur Arteria vertebralis aufgeben und eine neue Befestigung am Neuralbogen gewinnen, welche nun dorsal zur Arterie gelegen ist.

Bei Anuren ist die Rippenverbindung eine einfache. Der die Rippe tragende Querfortsatz entspringt vom Neuralbogen und zwar entsprechend der starken dorsalen Verlagerung des Septum horizontale dem dorsalen Ende des Bogens genähert. Der Versuch, wie bei Gymnophionen am Schwanz einen Übergang des Querfortsatzes auf den unteren Bogen nachzuweisen und damit, wie bei Gymnophionen den Querfortsatz auf einen dorsal verlagerten Basalstumpf zurückzuführen, scheiterte daran, dass die unteren Bogen der Anuren nur rudimentär ausgebildet sind. Die Trennung des Hämalbogenknorpels vom Querfortsatz spricht aber nicht umgekehrt gegen die Deutung dieses Querfortsatzes als Basalstumpf. Denn GÖPPERT konnte eine solche Trennung auch am Schwanz von Menobranchus hier und da nachweisen. GÖPPERT glaubte aber ein neues Kriterium für die Beurtheilung der Rippenverbindung bei Anuren zu finden in der Lage der Rippe zur Arteria vertebralis, welche bei Anuren und Gymnophionen wie bei den Urodelen zu beiden Seiten der Wirbelsäule verläuft. Er fand sie bei den Anuren (eben so bei den Gymnophionen) dorsal an der Rippe vorüberziehen und führte desshalb die Rippenverbindung bei Anuren auf die bei Menobranchus ventral von der Arteria vertebralis gelagerte primitive Basalstumpfverbindung zurück, welche nur wie bei Gymnophionen eine dorsale Verlagerung erfahren habe.

Es ist bekannt, dass bei Sauriern, Krokodilen, Schildkröten, Vögeln und Säugethieren Arterien vorkommen, welche ähnlich wie bei Amphibien zu beiden Seiten der ganzen Wirbelsäule oder nur eines Theiles derselben verlaufen und zum Theil als Arteriae vertebrales bezeichnet werden, zum Theil eine derartige Benennung wenigstens verdienen. Eben so ist bekannt, dass sich in den genannten Thierklassen die Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule bald dorsal, bald ventral von dieser Arterie vollzieht. Es fragt sich nun, ob in den Fällen, wo sich eine Arteria vertebralis dorsal von der Capitulumverbindung der Rippe findet (Schildkröten, Vögel, Säugethiere, Halsrippen der Krokodile) hierin die alte, bei Menobranchus beobachtete Lage gewahrt ist; und weiter, ob Zustände einer dorsal

von der Arteria vertebralis sich vollziehenden Rippenverbindung (hintere Rippen der Krokodile, Saurier, Schlangen) eine ähnliche Erklärung wie bei höheren Urodelen zu erfahren haben, d. h. ob auch bei ihnen die dorsale Lage zur Arteria vertebralis vermittels einer Rippenträgerbildung aus einer ventralen hervorgegangen ist; anderenfalls könnte es sich nur um eine einfache dorsale Verschiebung der Basalstumpfverbindung, wie bei Gymnophionen handeln, in welchem Falle allerdings die Arteria vertebralis eine Umbildung erfahren haben müsste.

Zur Entscheidung dieser Fragen ist es vor Allem nothwendig, die Arteriae vertebrales in den verschiedenen Klassen der höheren Wirbelthiere einer Untersuchung zu unterwerfen und festzustellen, wie weit dieselben als der Arteria vertebralis der Amphibien homolog zu betrachten sind.

Amphibien.

Vergegenwärtigen wir uns zuerst den Ursprung und Verlauf der Arteria vertebralis bei Urodelen, wie er wesentlich durch Hyrtl's (XX) Untersuchung bekannt geworden ist. Bei Cryptobranchus entspringt die Arterie beiderseits von der Aortenwurzel dicht vor der Vereinigung derselben mit der anderseitigen und zwar unterhalb der Carotis und oberhalb der Subclavia, wendet sich beiderseits dorsalwärts gegen die Gelenkverbindung von Atlas und Hinterhaupt und theilt sich dort in zwei Äste. Der eine durchbohrt den Atlas, tritt durch den Rückenmarkskanal zur Schädelhöhle und anastomosirt dort mit der Carotis interna. Der andere wendet sich caudalwärts und ist zur Seite der Wirbelsäule bis in die Schwanzgegend zu verfolgen. Während seines Verlaufes durchbohrt er die Basis des Querfortsatzes des zweiten Wirbels und aller folgenden und giebt Zweige zur Wirbelsäule, zum Rückenmark und zur umgebenden Muskulatur. Eben so verhält sich die Arteria vertebralis bei allen Urodelen. Für Proteus und Siren hebt Hyrtl besonders hervor, dass die Arteria vertebralis in jedem Segment durch Vermittelung der Intercostalarterien mit der Aorta anastomosirt. Diese Verbindungen werden bei Menopoma und Cryptobranchus auf wenige Segmente beschränkt; dasselbe fand Göppert auch bei Larven von Salamander und Triton. Nach Hyrtl fehlen sie ganz bei ausgewachsenen Salamandrinen. Göppert fasst demgemäß die Arteria vertebralis auf als ein Sammelgefäß, entstanden aus den Anastomosen der Intercostalarterien; in

der Reihe der Urodelen beschränkt sich der Ursprung mehr und mehr auf die Aortenwurzel.

Auch bei Anuren (Ecker, VIII) entspringt von jeder der Aortenwurzeln entweder oberhalb der Subclavia oder gemeinsam mit derselben ein Gefäß, welches, wie bei Urodelen, zwischen Atlas und Hinterhaupt aufsteigt, einen Ramus occipitalis abgiebt und sich dann über den Querfortsätzen nach hinten erstreckt. Es liegt dicht an den Gelenkfortsätzen zwischen den Musculi intertransversarii und dem sogenannten Longissimus dorsi und entsendet Zweige zu den Muskeln, dem Rückenmark, zur Haut und Rami intercostales. Regelmäßig ist eine Anastomose mit der letzten A. lumbalis, einem direkten Ast der Aorta.

Nach Göppert ist die Arteria vertebralis der Anuren der der Urodelen homolog und nur mit dem Septum horizontale und der dorsal von ihr gelagerten Rippe dorsal verschoben worden. Die Untersuchung des Verhaltens der Arteria vertebralis der Anuren und Urodelen zu den Wurzeln der Spinalnerven hat mir nun aber ergeben, dass hier Verschiedenheiten vorliegen, welche die Identificirung der beiden Arterien nicht ohne Weiteres gestatten. Bei Urodelen liegt die Arterie ventral, bei Anuren dorsal vom Spinalganglion, dessen Wurzeln und Zweigen; der Ramus dorsalis zieht bei Anuren an der lateralea Seite der Arterie vorüber. Es ist einleuchtend, dass diese Thatsache die Homologisirung des intervertebralen Abschnittes der beiden Arterien unmöglich macht. Es fragt sich nun, ob es sich wirklich bei Anuren und Urodelen um zwei ganz verschiedene Arterien handelt, d. h. ob bei den Amphibien zwei Arteriae vertebrales abwechseln, von denen die eine unabhängig von der anderen dorsal, die andere ventral von den Spinalnerven zur Ausbildung gekommen ist.

Gemeinsam bleibt den Arterien der Anuren und Urodelen der Ursprung von der Aortenwurzel; denn den bei vielen Anuren beobachteten gemeinsamen Ursprung mit der Arteria subclavia darf man wohl kaum als eine wesentliche Verschiedenheit beurtheilen. Übrigens entspringt auch bei Bufo vulgaris die Arteria vertebralis von der Aortenwurzel selbst oberhalb der Arteria subclavia. Weiter ist den Arteriae vertebrales der Anuren und primitiven Urodelen gemeinsam die dorsale Lage zur Rippenverbindung.

Dass bei den Anuren im Gegensatz zu Menobranchus eine erhebliche dorsale Verlagerung der Rippe und des Septum horizontale stattgefunden hat, ist zweifellos. Stellen wir uns nun vor, wie die in primitiver Weise dorsal von der Rippe gelegene Arteria

vertebralis mit Rippe und Septum horizontale allmählich in dorsaler Richtung vorgeschoben wird, so sehen wir, wie nothwendig der intervertebrale Abschnitt der Arterie mit dem Spinalganglion und dessen centralen und peripheren Verbindungen in Konflikt kommt. Zieht man in Betracht, dass die Arterie gerade intervertebral ihre Hauptäste, insbesondere die schräg aufsteigenden Rami spinales und Zweige zu den Intervertebralganglien selbst abgiebt, so liegt es sehr nahe, anzunehmen, dass beim Vorrücken durch das Niveau der Ganglien und Nervenstämme die Kontinuität der Arterie durch Kollateralenbildung erhalten blieb, wozu die erwähnten intervertebralen Zweige reichlich Gelegenheit boten. Es würde dann immer noch der über der Rippe gelegene Abschnitt der Arterie das, was uns an ihm interessirt, nämlich die primitive Lage zur Rippe, bewahrt haben. Dass die eben gegebene Darstellung des Vorganges nur den Werth eines sinnfälligen Schemas beanspruchen soll, versteht sich wohl von selbst.

Diese Deutung erscheint mir als die wahrscheinliche. Es ist klar, dass damit die Arteria vertebralis als ein variables Gefäß gekennzeichnet wird und so von ihrem Werth als Kriterium viel verliert, wie das auch bei der bekannten Variabilität der Gefäße im Allgemeinen vielleicht nicht anders erwartet werden durfte. Wenn nun Göppert die dorsale Lage der Arterie zur Rippenverbindung bei Anuren dazu benutzte, um den die Rippe tragenden Fortsatz, ähnlich wie bei Gymnophionen als dorsal verlagerten Basalstumpf zu kennzeichnen, so kann nach dem eben Gesagten diese Deutung zwar nicht mehr als bewiesen aber doch noch als wahrscheinlich gelten.

Göppert hatte die Frage dahin gestellt, ob der Rippen tragende Fortsatz der Anuren dem primitiven Basalstumpf des Menobranchus oder der dorsalen Spange desselben zu vergleichen sei. Nehmen wir einmal an, die Verlegung der Rippenbefestigung auf den Neuralbogen wäre auch bei Anuren durch eine dorsale Spangenbildung des Basalstumpfes vermittelt worden. Nach den Erfahrungen bei höheren Urodelen ist nicht einzusehen, warum sich dann die Arteria vertebralis nicht ventral von der neuen Rippenverbindung und den Spinalwurzeln erhalten haben sollte. Statt dessen müsste sich bei Anuren eine neue Arteria vertebralis dorsal von der dorsalen Spange des Rippenträgers gebildet haben, ein Gefäß, für das wir bei Urodelen keine Andeutung eines Analogons finden. Näher liegt jedenfalls die erste Deutung, dass sich die Arteria vertebralis der Anuren aus derjenigen der Urodelen herausgebildet hat, indem während der

dorsalen Verlagerung die Kontinuität an der Stelle der Spinalnerven durch Kollateralen erhalten blieb, und die primitive Lage zum Rippenansatz gewahrt wurde, dass es sich demnach auch bei den Anuren um eine einfache dorsale Verlagerung des Basalstumpfes auf den oberen Bogen handelt.

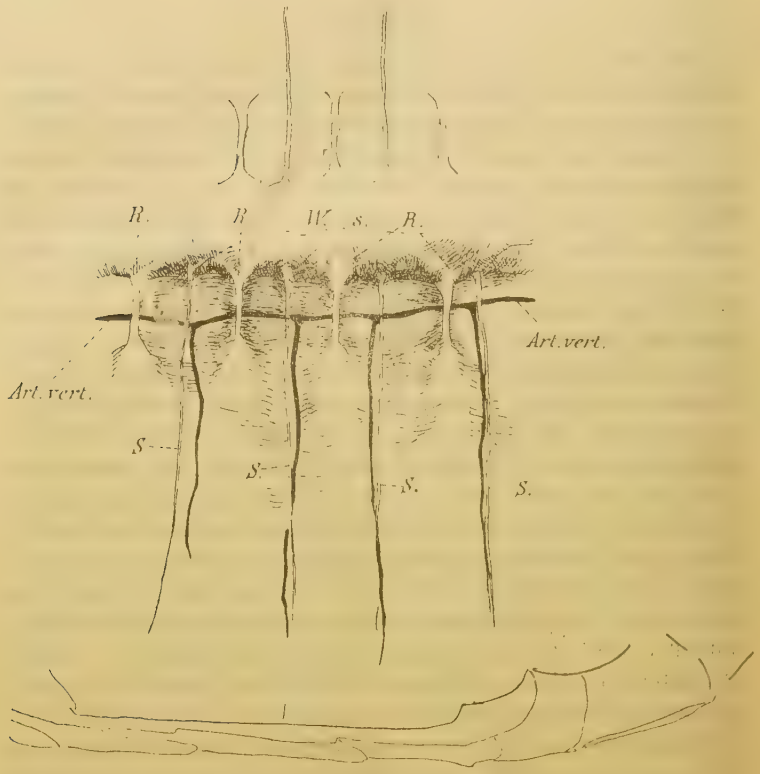
Chelonier.

Wenden wir uns nun zu denjenigen höheren Formen, bei denen ein der Arteria vertebralis ähnliches Gefäß dorsal von der Rippenverbindung verläuft. Bei den Schildkröten kommen im Wesentlichen vier Arterien in Betracht, welche Bojanus (IV) in seiner Anatome testudinis europaeae beschreibt, von denen er aber nur eine als Arteria vertebralis bezeichnet. Es handelt sich um die sogenannte Arteria vertebralis communis, die Intercostalis communis descendens, die Intercostalis communis ascendens und die Cervicalis descendens. Nach Bojanus entspringt die Arteria vertebralis communis von dem gegen das Rückenschild aufsteigenden Theile der Arteria axillaris oder subclavia und verläuft ventral von den als Latissimus colli und Scalenus bezeichneten Muskeln neben dem Plexus brachialis dorsal- und kopfwärts. Sie sendet einen Zweig zu den erwähnten Muskeln, wendet sich dann zur Seite des Halses und löst sich pinselförmig in vier Äste auf, welche Bojanus als Cervicalis septima, sexta, quinta und quarta bezeichnet. Sie alle verzweigen sich an den mannigfachen Muskeln der Umgebung und schicken durch das siebente resp. sechste, fünfte, vierte Foramen intervertebrale je einen Ramus spinalis zum Rückenmark. Der eine dieser Zweige, die Arteria cervicalis septima, entsendet einen als Cervicalis ascendens bezeichneten Ast, welcher longitudinal am Halse aufsteigend mit der ihm vom Kopf entgegenkommenden Cervicalis descendens anastomosirt. Diese Arteria cervicalis descendens ist der Ramus posterior der Carotis externa, aus welcher er in der Fossa temporalis unter dem Musculus temporalis entspringt. Er wendet sich caudalwärts, giebt Zweige zur Muskulatur und durch die ersten vier Foramina intervertebralia zum Rückenmark und vereinigt sich mit der Cervicalis ascendens etwa in der Mitte des Halses.

Nachdem der Ramus ascendens der Arteria axillaris oder subclavia noch eine Cervicalis octava und nona abgegeben hat, welche ebenfalls noch jede einen Ramus spinalis entsenden, folgt als letzter Seitenast die A. intercost. prima, worauf dann der Stamm des Ramus

ascendens der Axillaris sich als A. intercostalis communis descendens fortsetzt. Unter dem ersten Kopfe des Musculus longus colli steigt sie zwischen der ersten und zweiten Rippe dorsalwärts, wendet sich dann nach hinten und verläuft neben den Wirbeln dorsal von den

Fig. 3.



Testudo graeca, erwachsenes Thier. Rückenschild mit Wirbelsäule (*W.s*). Rippen (*R*), Spinalnerven (*s*) und Arteria vertebralis (*Art.vert*) von der Ventralseite gesehen. Verlauf der Arteria vertebralis dorsal von Rippen und Nerven. Gez. von Fräul. I. Schöne.

Rippen zwischen Rückenschild und den Resten des M. longissimus dorsi caudalwärts. Sie entsendet Rami musculares, spinales und intercostales. Ihr Ende verbindet sich mit der A. intercostalis recurrens, welche aus der A. iliaca entspringt, zwischen neunter und zehnter Rippe gegen das Rückenschild aufsteigt und sich hier in

einen vorderen und hinteren Ast theilt. Der vordere verbindet sich mit der A. intercostalis communis descendens, der hintere verläuft als A. coccygea superior caudalwärts und ist bis weit auf den Schwanz zu verfolgen. Wie die A. intercost. descendens geben beide Äste der A. intercost. recurrens Zweige zur Muskulatur, zum Rückenmark und Rami intercostales ab.

Diese Beschreibung und die Abbildungen, welche Bojanus von den über Rumpf und Schwanz zu beiden Seiten der Wirbelsäule verlaufenden A. intercostales communes (ascendens, descendens und coccygea) giebt, fordern die Vergleichung dieser Arterien mit der A. vertebralis der Amphibien heraus.

Was den Halstheil betrifft, so fehlt in der Beschreibung, welche Bojanus von den anastomosirenden Cervicales ascendens und descendens giebt, eine genaue Schilderung ihrer Lage zur Muskulatur und den Rudimenten der Halsrippen. Ich konnte an einem, freilich nicht in vollkommener Weise injicirten Exemplar von Emys europaea erkennen, dass der vorderste Theil der A. cervical. descendens allerdings dorsal von den Rippenrudimenten gelagert war. Es trat aber bei diesem Exemplar die A. cervical. ascendens viel weiter kopfwärts von der Arteria vertebralis communis ab, als es Bojanus beschrieben hat, so dass an der caudalen Halshälfte von einem hierher gehörigen Gefäße überhaupt nichts zu erkennen war. Daraus ergab sich ein variables Verhalten dieses cervicalen Arterienabschnittes. Wenn man außerdem das pinselförmige Ausstrahlen des von Bojanus als A. vertebr. communis bezeichneten Gefäßes gesehen hat, wird man dem aus A. cervical. ascendens und descendens bestehenden Gefäße keinen allzugroßen Werth beimessen, obwohl es sich ungefähr in der alten Bahn der Amphibienvertebralis bewegt. Die Möglichkeit, dass das alte Gefäß verschwunden sei und sich in seiner Bahn eine neue Arterie gebildet habe, liegt allzu nahe.

Dagegen scheint mir das als A. intercostalis communis bezeichnete Gefäß eher auf die A. vertebralis der Amphibien zurückführbar. Allerdings ist der Ursprung nicht derselbe. Die A. vertebralis der meisten Amphibien entspringt von der Aortenwurzel, die der Schildkröten von der Subclavia und zwar ziemlich weit entfernt von deren Ursprung aus dem Aortenbogen. Ferner müssen wir, wenn wir Intercostalis descendens und Recurrens der Schildkröten zusammenfassen, für dieses Gefäß einen zweiten Ursprung von der A. iliaca zugeben. Nun aber besitzt, wie erwähnt, die A. vertebralis bei primitiven Urodelen durch Vermittelung der Intercostalarterien segmentale

Verbindungen mit der Aorta, welche erst bei höheren Urodelen chwinden; bei Anuren besteht eine derartige Anastomose durch Vermittelung der letzten Arteria lumbalis. Diese Anastomosen sind wohl bei allen primitiven Amphibien vorauszusetzen. Die Verbindung der Intercostalis recurrens der Schildkröten und der A. iliaca kann sehr wohl als Resultat starker Ausbildung einer primitiven Anastomose dieser Art verstanden werden. Was die Änderung im Verhalten des vorderen Ursprungs betrifft, so muss man sich vor Allem gegenwärtig halten, dass bei Schildkröten das Herz im Gegensatz zu Amphibien eine starke, caudalwärts gerichtete Verlagerung erfahren hat. Dass sich beim Herabsteigen des Herzens nicht die zwischen Atlas und Hinterhaupt aufsteigende, bei Amphibien besonders ausgebildete Verbindung der Aorta mit dem Längsstamm der A. vertebralis erhielt, kann nicht überraschen. Es ist vielmehr leicht zu verstehen, dass in dem Maße, als die bei Amphibien gewöhnliche Hauptverbindung zu schwinden begann, eine andere der primitiven Anastomosen, nämlich eine zwischen den Capitulis der ersten und zweiten Rippe durchtretende sich stärker ausbildete und schließlich gemeinsam mit der Anastomose zwischen Intercostalis recurrens und Iliaca die Hauptrolle bei der Blutversorgung des alten Arterienstammes übernahm. Dass die vordere Anastomose nun nicht direkt mit der Aorta stattfindet, kann nicht Wunder nehmen, denn schon bei vielen Anuren beschränkt sich die Hauptverbindung der A. vertebralis mit der Aorta nicht allein auf diese, sondern geht auch hier auf die Subclavia über; es sind also schon bei Amphibien die Anastomosen des Längsstammes der A. vertebralis nicht auf die Aorta beschränkt. Ich glaube daher sagen zu dürfen, dass die Ursprungsverhältnisse nicht entscheidend gegen die Zurückführung des geschilderten Arterienstammes der Schildkröten auf den der Amphibien ins Gewicht fallen.

Fragen wir weiter, ob sich die Schildkröten im Hinblick auf ihre A. vertebralis näher an eine bestimmte Amphibienklasse anschließen lassen, so bedarf es zunächst einer Untersuchung der Lage der Art. intercostalis der Schildkröten zu den austretenden Spinalnerven. Die Präparation ergab, dass dieselbe bei Testudo graeca und Emys europaea nicht nur dorsal von der Rippe, sondern auch dorsal von dem ventralen Hauptast des Spinalganglions liegt (siehe Textfig. 3). Das Verhalten zum Ramus dorsalis wird dadurch undeutlich, dass die Arterie gegen denselben im Vergleich zu Anuren erheblich lateral verschoben ist. Im Wesentlichen dieselbe Lage zu

den Spinalnerven wie zu den Rippen hatten wir oben bei Anuren geschildert, deren Verwandtschaft mit den Schildkröten ja bereits vielfach behauptet worden ist.

Nach der Beschreibung, welche Bojanus von der A. intercostalis communis der Schildkröten giebt, scheint sich nun aber schließlich die Lage der Arterie zur Muskulatur der Vergleichung mit der Anurenarterie zu widersetzen. Bei Anuren liegt die Arterie zwischen den Musculi intertransversarii und dem M. longissimus eingebettet, eher noch zwischen den Fasern der Intertransversarii als zwischen denen des Longissimus. Bojanus erklärt aber, die Arterie liege bei der Schildkröte »sub ipsa testa«, zwischen Schild und dem Longissimus dorsi. Zuvörderst ist hervorzuheben, dass der Longissimus dorsi bei Schildkröten überhaupt nur eine schwache, fast funktionslose Muskelmasse ist, dass also bei Schildkröten die Rückbildung des Longissimus dorsi noch erheblich weiter fortgeschritten ist als bei den Anuren. Diese Rückbildung erfolgt in verstärktem Maße am caudalen Rumpftheil. Dass aus der Lage der Arterie zu einem derartig rudimentären Muskel nur mit besonderer Vorsicht Schlüsse gezogen werden dürfen, ist einleuchtend. Zudem kann ich die Angaben von Bojanus dahin ergänzen, dass die Arterie bei Emys europaea mehr am lateralen Rande des Muskels als zwischen ihm und dem Schilde zu verlaufen scheint; die ventrale Seite der Arterie wird eigentlich nur an den Stellen von dem Muskel bedeckt, wo dieser sich an die Rippe anheftet. Außerdem konnte ich unter dem Präparirmikroskop zwischen Schild und Arterie eine zwar dünne, aber deutliche Schicht von längsverlaufenden, quergestreiften Muskelfasern erkennen. Die Arterie liegt also genau genommen nicht zwischen Schild und Muskel, sondern innerhalb des Muskels selbst. Da nun der Longissimus dorsi der Schildkröten augenscheinlich nicht nur den M. longissimus der Anuren repräsentirt, sondern auch deren Intertransversarii, so scheint mir auch die Lage der Schildkrötenarterie inmitten der verkümmerten dorsalen Muskulatur wohl übereinzustimmen mit der Einbettung der Anurenarterie zwischen die bei ihnen erhaltenen beiden Portionen der dorsalen Muskulatur, die M. intertransversarii und den M. longissimus. Es wird damit die Möglichkeit der Vergleichung der Schildkrötenarterie mit einer A. cutanea der Amphibien ausgeschlossen.

Auch die Vergleichung der Lage der in Betracht kommenden Arterien zur Muskulatur spricht also für ihre Homologie.

Die weitere Frage, ob auch die Rippenbefestigung bei Schild-

kröten an Zustände bei Anuren erinnert, ist bereits von anderer Seite, insbesondere von Gegenbaur in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, bejaht worden. Exquisit einköpfige Rippen sind beiden Thierklassen gemeinsam. Die Verschiebung der Schildkrötenrippe auf den intervertebralen Abschnitt ist das einzige wesentlich Neue, aber nicht überraschend, da derselbe Vorgang am unteren Bogensystem wiederholt beobachtet wird. Auch beschränkt sich die Verschiebung nicht auf die Rippe, sondern betrifft eben so den ganzen Neuralbogen; da die Rippe also ihre alte Befestigung am Neuralbogen nicht aufgiebt, interessirt uns diese Besonderheit hier wenig; zum Überfluss finden sich die Rippenrudimente am Halse mit ihren Neuralbögen wieder in der gewöhnlichen Lage, worin ein primitiver Zustand erhalten ist.

Die Rippe wird getragen von einem Querfortsatz, der bekanntlich dem Wirbelbogen gegenüber keinerlei Selbständigkeit bewahrt, sondern als ein einfacher Fortsatz desselben erscheint, wovon auch ich mich an einer Serie durch Rücken- und Schwanzwirbel einer jungen Schildkröte überzeugen konnte. Die Hoffnung, auch bei Schildkröten ähnlich wie bei Gymnophionen den rippentragenden Fortsatz am Schwanz im Zusammenhang mit unteren Bögen zu finden und so als Basalstumpf kennzeichnen zu können, ging wie bei den Anuren nicht in Erfüllung. Rudimente der unteren Bögen konnte ich zwar am Schwanz erkennen, aber sie sind am intervertebralen Abschnitt angeheftet, während die Querfortsätze mit den Neuralbögen wieder auf einen Wirbel beschränkt sind. Allerdings rückt der Fortsatz, wie auch Hoffmann (XIX) sah, am Schwanz tiefer und tiefer gegen den Wirbelkörper; den Zusammenschluss mit dem unteren Bogen erreichte er aber an dem von mir mikroskopisch untersuchten Exemplare nicht, bei welchem freilich die Verknöcherung schon weit vorgeschritten war.

Lässt man den oben geführten Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Beurteilung des rippentragenden Fortsatzes der Anuren als eines dorsal verlagerten Basalstumpfes gelten, so wird man auch derselben Deutung bei Schildkröten nicht widersprechen. Es wäre freilich falsch, die A. vertebralis als ein Kriterium für die Beurtheilung der Schildkrötenrippe zu benutzen. Trotzdem ist nicht zu leugnen, dass in ihrer charakteristischen Lagerung zur Rippe, zu den Spinalnerven und zur Muskulatur ein Zustand gegeben ist, welcher wesentliche Abweichungen von den Verhältnissen bei den Anuren nicht erkennen lässt und mit der von anderer Seite angeregten Vergleichung von Anuren- und Schildkrötenrippe im Einklange steht.

Krokodile.

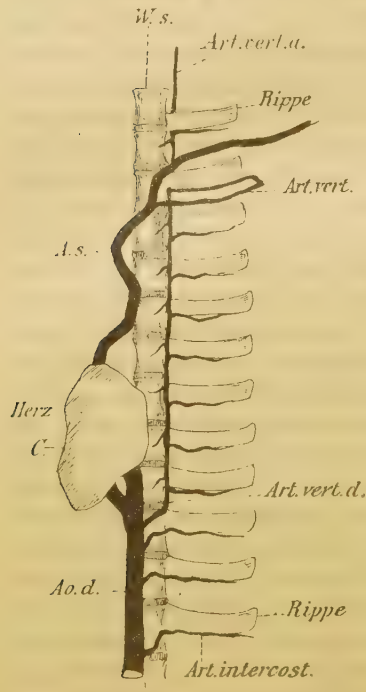
Eine dorsal zur Capitulumverbindung der Rippe gelegene A. vertebralis finden wir außer bei Schildkröten auch am Halse der Krokodile, doch treten bei diesen Komplikationen ein, indem am Rumpfe das Capitulum eine dorsale Lage zur A. vertebralis erreicht.

Um den Verlauf der A. vertebralis von vorn herein richtig auffassen zu können, müssen wir uns erinnern, dass auch das Herz der Krokodile tief herabgerückt ist, derart, dass die vordersten Theile der Aortenbögen etwa in der Höhe des sechsten Rumpfwirbels liegen und die beiden Aortenwurzeln sich erst unter dem zehnten, selten sogar erst unter dem elften Brustwirbel vereinigen (Rathke, XXIV). Folgen wir nun der Beschreibung, welche Rathke auf Grund ausgedehnter Untersuchungen von einem als Arteria vertebralis bezeichneten Gefäße giebt, so sehen wir dieses von der A. subclavia entspringen, kurz ehe sie die Rumpfhöhle verlässt. Vorher hatte die A. subclavia nur einen in der Bahn der A. mammaria interna verlaufenden Ast abgegeben. Die A. vertebralis geht schräg über die innere Seite der dritten Brustrippe hinweg, steigt im dritten Spatium intercostale dorsalwärts und theilt sich neben der Wirbelsäule in zwei Äste, von denen der eine sich gegen den Kopf, der andere gegen den Schwanz wendet. Der erste läuft neben der Wirbelsäule, zwischen Capitulum und Tuberculum der drei vordersten Brustrippen und der sechs hinteren Halsrippen hindurch, wird im proximalen Theile des Halses sehr dünn und endet in Halsmuskeln, ohne sich in die Schädelhöhle fortzusetzen. Der hintere Zweig der A. vertebralis dringt zwischen Capitulum und Tuberculum der vierten Brustrippe hindurch, läuft dann neben dem Körper des fünften bis neunten Brustwirbels vorüber und liegt ventral von den Querfortsätzen, an welchen die Rippen hier ihren einzigen Halt finden. Schließlich geht er dicht hinter der Vereinigungsstelle der Aortenwurzel in den Stamm der Aorta über. Dieser hintere Ast entsendet die dritte bis neunte A. intercostalis; die folgenden A. intercostales entspringen aus dem Stamm der Aorta. Auch der vordere Ast entsendet einige A. intercostales, im Übrigen geben beide Äste A. spinales ab. Ich selbst hatte Gelegenheit, einen jungen Alligator lucius zu injiciren und präpariren und außerdem einen Embryo von Crocodilus biporcatus zu untersuchen, dessen Skelet auf der Höhe der knorpeligen Ausbildung stand. Ich kann die Beschreibung Rathke's im Großen und Ganzen bestätigen (s. Textfig. 4 und 5) und hinzufügen.

dass die A. vertebralis bei dem Embryo, wie bei dem jungen Alligator in ihrer ganzen Länge ventral von den Spinalganglien, deren centralen und peripheren Verbindungen gelegen ist.

Versuchen wir den Vergleich dieser Arterie mit der A. vertebralis der Amphibien, so wird uns der Ursprung aus den bei Besprechung der Schildkröten angeführten Gründen keine wesentlichen Schwierigkeiten bereiten. Das Herz der Krokodile ist ja wie bei den Schildkröten sehr erheblich in caudaler Richtung verlagert und wir dürfen hierin wohl den Anlass für die Rückbildung der bei Amphibien zwischen Atlas und Hinterhaupt durchtretenden Verbindung des Längsstammes der Arteria vertebralis mit der Aorta erkennen. Es ist nicht einmal mit Sicherheit zu sagen, ob ein derartiger Verlauf der Hauptanastomose überhaupt bei den Vorfahren der Krokodile vorauszusetzen ist. Jedenfalls erklärt sich, wie bei Schildkröten, die Verbindung des Längsstammes mit der A. subclavia und der Aorta descendens aus der Ausbildung primitiver durch Intercostalarterien vermittelter Verbindungen. Bei Krokodilen liegt ein deutlicher Hinweis auf diese Art der Verbindung in der Art und Weise, wie A. vertebralis und Aorta descendens sich in der Abgabe der Intercostalarterien abwechseln (siehe Textfig. 4).

Fig. 4.



Alligator lucius. Schema des Ursprungs und Verlaufs der Arteria vertebralis nach einem Präparat des Zoolog. Instituts zu Heidelberg.

Ursprung der Art. vertebralis aus der Art. subclavia (*A.s*); Theilung in einen aufsteigenden (*Art.vert.a*) und in einen absteigenden (*Art.vert.d*) Ast. Anastomose des absteigenden Astes mit der Aorta descendens (*Ao.d*), Ursprung der Intercostalarterien (*Art.intercost*) aus der Aorta und der Arteria vertebralis. Gez. von Fräul. I. Schöne.

Führen wir nun den Vergleich zwischen Krokodilen und Amphibien weiter durch, so werden wir von vorn herein geneigt sein, die Krokodile zu den primitiveren Formen der Amphibien in Be-

ziehung zu bringen. Im vorliegenden Fall veranlasst uns auch die Lage der Vertebralarterie ventral von den Wurzeln der Spinalnerven, von den Anuren abzusehen und den Vergleich auf die primitiven Urodelen zu beschränken. Es kann wohl ohne Weiteres zugegeben werden, dass im Bereich der Halswirbel und der vorderen Brustwirbel der Krokodile, sowohl hinsichtlich der Rippenanheftung als der Lage der A. vertebralis ein primitiver Zustand erhalten ist. An allen diesen Wirbeln finden wir eine doppelte Rippenverbindung; die ventrale bezeichnen wir als die durch das Capitulum, die dorsale als die durch das Tuberculum vermittelte. Nach den Erfahrungen

Fig. 5.

Alligator lucius, erwachsenes Thier. Anfangstheil der Brustwirbelsäule mit Rippen und schematisch eingezeichneter Art. vert. Im Bereich der vorderen Wirbel (*W*) liegt die Art. vert. dorsal, im Bereich der hinteren ventral von der ventralen Rippenspange (*v.R*). Gez. von Fräul. I. Schöss.

bei Amphibien, wo wir eine sekundäre dorsale Rippenspange in vielfach wechselnder Weise den dorsalen Theilen des Wirbels angeschlossen fanden, werden wir auch die dorsale Tuberculumverbindung der Crocodilierrippe nicht als Hinweis auf eine doppelte Anlage der Rippe im Sinne Dollo's auffassen. In der ventralen Capitulumverbindung dagegen erkennen wir die primitive Basalstumpfverbindung der Selachier und Amphibien wieder. Charakteristisch ist die Anheftung tief unten am Wirbelkörper im Bereich der vordersten Halswirbel. An den hinteren Brustwirbeln befestigt sich das Capitulum der Rippe an einem kurzen Fortsatz

des Processus transversus des oberen Bogens, worauf ich gleich zurückkommen werde. Der große Querfortsatz enthält also hinten zwei Tuberculum und Capitulum stützende Komponenten, die auch am Thorax noch überall deutlich gesondert sind. Eine deutliche Scheidung derselben am Sacralwirbel oder am Schwanz und etwa einen Zusammenhang der unteren Komponente mit unteren Bogen des Schwanzes konnte ich weder an Skeleten größerer Thiere noch an dem Embryo von Crocodilus biporcatus nachweisen. Es lässt sich also nicht beweisen, dass der Basalstumpf die Rippe auf ihrer Wanderung begleitet hat. Jedenfalls hat er seine Selbständigkeit gegenüber dem Wirbel aufgegeben. Trotzdem wird es gerechtfertigt sein, die Capitulumverbindung am Hals und vorderen Brusttheil der primitiven Basalstumpfverbindung der Selachier und primitiven Urodelen zu homologisiren. Eben so werden wir darin, dass die Capitulumverbindung sich ventral von der A. vertebralis vollzieht, ein Erbstück von den Amphibienzuständen her erkennen.

Die Schwierigkeiten, auf welche ich Anfangs hinwies, entstehen erst im Bereich der hinteren Brustwirbel durch die hier eintretende Verschiebung des Capitulum gegen die Arteria vertebralis. Die Vergleichung der Rippenbefestigung am vierten und fünften Brustwirbel ergiebt ohne Weiteres, dass es sich um eine Verlegung der Capitulumverbindung auf den vom oberen Bogen ausgehenden Querfortsatz handelt, und dass hier nicht etwa die Capitulumverbindung verloren gegangen und eine dritte neue Rippenanheftung dazu gekommen ist. Schon an den ersten Brustwirbeln wird der Sprung des Capitulums über die A. vertebralis langsam vorbereitet, indem es sich mit seinem besonderen dem Wirbel angehörigen kurzen Querfortsatz am Wirbelkörper allmählich in dorsaler Richtung vorschiebt. Zwischen dem vierten und fünften Brustwirbel aber erfolgt ein Sprung, welcher deutlich wird, wenn man die Niveaudifferenzen je zweier Capitula an vorangehenden und folgenden Wirbeln zum Vergleich heranzieht. Am vierten Brustwirbel sitzt das Capitulum etwa in der Mitte des Wirbelkörpers. Am fünften ruht es bereits auf einem mit der Wurzel des großen Querfortsatzes in Verbindung stehenden kurzen Höcker. Nachdem es so die Arteria vertebralis übersprungen hat, schiebt es sich an den folgenden Wirbeln allmählich am vorderen Rande des großen Querfortsatzes in lateraler Richtung entlang. An den letzten Wirbeln, die noch Rippen tragen, erreicht es die Spitze des Querfortsatzes. Überall sind Tuberculum- und Capitulumverbindung noch deutlich zu unter-

scheiden. Uns interessirt hier Folgendes: Bis zur vierten Brustrippe liegt die A. vertebralis dorsal vom Capitulum costae, von der fünften ab ventral von demselben. Wie hat sich die Wanderung des Capitulums durch das Niveau der Arterie hindurch vollzogen?

Mir scheint, es giebt nur zwei Möglichkeiten. Entweder glitt das Capitulum ähnlich wie bei Gymnophionen und Anuren einfach auf den Neuralbogen, wobei dann die A. vertebralis nicht wie bei den genannten Formen mit verlagert wurde, sondern sich, während das Capitulum ihr Niveau passirte, ventral von ihm durch Ausbildung bestehender collateraler Zweige in ihrer alten Bahn erhielt. Die andere Möglichkeit ist die, dass das Capitulum mit einer Rippenträgerbildung, ähnlich wie bei Urodelen, über die Arterie hinwegwanderte und diese ungestört an der alten Stelle ließ.

Trotz genauer Untersuchung konnte ich keine Spuren einer derartigen Rippenträgerbildung finden, weder an den mir zur Verfügung stehenden Skeleten noch an dem Embryo von Crocodilus biporcatus. Mir erscheint daher die erste Deutung weit wahrscheinlicher.

Dass bei Anuren und Gymnophionen die Arterie in gleicher Richtung wie die Rippe verlagert wurde, bei den Krokodilen aber an Ort und Stelle liegen blieb, erklärt sich vielleicht daraus, dass die beiden Vorgänge ihrem Wesen nach verschieden sind.

Bei Anuren und Gymnophionen ist die dorsale Verlagerung der Rippe eine Theilerscheinung der dorsalen Verschiebung des Septum horizontale, welche selbst wieder durch die oben erwähnten Veränderungen der Muskulatur bedingt wird. Es geht hier nicht die Rippe in der dorsal gerichteten Wanderung voran, alles Andere, z. B. auch die A. vertebralis, vor sich herschiebend. Es ist nicht das Emporrücken der Arterie eine Folge der Wanderung der Rippe, sondern wie diese eine Theilerscheinung der Verschiebung des Septum horizontale. Bei Krokodilen dagegen ist, wie es scheint, die Wanderung des Capitulums auf den Querfortsatz des Neuralbogens nicht als Folge einer Lageveränderung des Septum horizontale zu verstehen. Wie erwähnt, ist diese Verschiebung des Capitulums nicht durchweg eine allmähliche, vielmehr liegt zwischen dem vierten und fünften Brustwirbel ein Sprung. Wäre nun die Verlagerung des Capitulums nur eine Folge von Veränderungen in der Muskulatur ähnlich wie bei Amphibien, so müsste sich im Bereich dieser beiden Wirbel auch an der Muskulatur eine sehr ausgesprochene Veränderung zeigen; dies ist aber nicht der Fall. Auch für die weitere Verschiebung des Capitulums, in der Richtung gegen die Spitze des Querfortsatzes,

habe ich eine Erklärung im Verhalten der Muskulatur nicht gefunden. Ein wichtiger Unterschied gegen die Vorgänge bei Amphibien ist, dass nicht die ganze Rippe, sondern wesentlich das Capitulum verlagert wird, während die Rippenspange vor Allem eine stärkere laterale Ausbiegung erfährt. Vielleicht ist das treibende Moment des Vorganges bei den Krokodilen in einer stärkeren Ausdehnung der Leibeshöhle zu suchen, welche wieder die Folge der mächtigen Entfaltung der Lunge sein kann. Der wesentliche Unterschied dieses Vorganges gegen denjenigen bei den Amphibien wäre der, dass bei den Krokodilen das treibende Moment die proximalen Theile der Rippe beeinflusst hätte, ohne eine direkte Wirkung auf die Weichtheile der nächsten Umgebung des Wirbels auszuüben, während bei den Amphibien dieses treibende Moment Rippe und Weichtheile gleichmäßig beeinflusste.

So würde sich erklären, dass bei Anuren etc. die Arteria vertebralis in gleicher Richtung wie die Rippe verschoben wurde, während sie bei Krokodilen an Ort und Stelle blieb.

Am Halse aber sind primitive Zustände erhalten.

Vögel.

Die Art und Weise der Anheftung der Vogelrippe am Wirbel entspricht etwa derjenigen am Hals und vorderen Brusttheil der Krokodile. Wie dort ist bei den Vögeln eine ventrale Capitulumverbindung von einer durch ein Tuberculum vermittelten dorsalen zu unterscheiden. Nur artikulirt das Capitulum ziemlich hoch am Wirbelkörper ähnlich wie bei Säugethieren. Zum Unterschied gegen diese bleibt die Rippenverbindung auf einen Wirbel beschränkt. Am Wirbelkörper ist ein deutlicher Fortsatz als Träger des Capitulums ausgebildet. Am Halse finden sich vom dritten Halswirbel an regelmäßig an ihren Spitzen mit den Querfortsätzen verschmolzene rudimentäre Rippen, so dass also zu beiden Seiten der Hals- und Brustwirbelsäule je ein von Rippenhälsen und Querfortsätzen begrenzter Canalis transversarius besteht. In diesem liegt die Arteria vertebralis, welche, wie schon Rathke hervorhob, große Ähnlichkeit mit derjenigen der Krokodile zeigt. Folgen wir einer von Gadow (IX) gegebenen Beschreibung dieser Arterie. Sie entspringt meist aus der Carotis communis, d. h. nicht aus dem den N. vagus begleitenden Gefäße, sondern aus der hinter der Speiseröhre an der Ventralfläche der Halswirbel zum Kopfe aufsteigenden Arterie, welche im Allgemeinen

als Carotis communis bezeichnet wird. In denjenigen Fällen aber, wo nur die linke Carotis ausgebildet ist, entspringt die Arterie aus dem Truncus brachiocephalicus dexter an der Stelle, wo sonst die Carotis abgehen würde. Die Arterie wendet sich sofort dorsalwärts und dringt in den durch Capitula und Querfortsätze begrenzten Canalis transversarius ein. Vorher giebt sie eine A. cervicalis ascendens und eine A. cervicalis transversa an die Muskeln des Halses und der Schulter. Im Canalis transversarius theilt sich die Arterie in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast. Dieser, die Arteria vertebralis descendens, verläuft im Canalis transversarius bis zum fünften oder sechsten Brustwirbel und sendet Zweige zum Rückenmark und zur subcostalen Muskulatur. Bemerkenswerth ist, dass diese Muskelzweige mit den Intercostalarterien aus der Aorta anastomosiren.

Gadow erwähnt im Verlauf seiner Beschreibung, dass Filhol bei einem Aptenodytes Pennanti den Ramus descendens der Art. vertebralis, welcher auch A. intercostalis suprema genannt wird, mit einem starken Stamm nicht aus der Arteria vertebralis, sondern aus der A. cruralis entspringen sah.

Der Ramus ascendens ist bedeutend stärker; er steigt im Canalis transversarius zum Kopfe auf, schickt zwischen Atlas und Hinterhaupt einen starken Ast zum Ramus profundus der Arteria occipitalis, einem Zweige der Carotis und tritt nur als ein schwaches Gefäß durch das Foramen magnum in die Schädelhöhle, wo er sich mit der A. cerebralis verbindet, ohne an der Bildung der A. basilaris Theil zu nehmen. Während ihres Verlaufes durch den Canalis transversarius giebt die Arterie für jeden Wirbel je einen dorsalen und ventralen Zweig ab, die Wirbelkörper, Rückenmark und Muskeln versorgen und gelegentlich mit der Carotis communis anastomosiren.

Dieser Beschreibung füge ich als Ergebnis der Präparation hinzu, dass die A. vertebralis bei Phasanus Gallus und somit wohl bei allen Vögeln ventral von den Wurzeln der Spinalnerven liegt.

Ich glaube, dass wir berechtigt sind auch die A. vertebralis der Vögel auf die der Amphibien zurückzuführen.

Wie bei Schildkröten und Krokodilen wird uns der Ursprung nicht beirren. Ob Gadow Recht hat, wenn er meint, der Ursprung der A. vertebralis aus dem Truncus brachiocephalicus im Falle des Fehlens einer Carotis weise auf einen früheren Ursprung unserer Arterie aus der Subclavia hin, lasse ich dahingestellt. Wohl aber scheint mir die Verbindung des Längsstammes der A. vertebralis, sei es mit der Carotis, sei es mit der A. subclavia, ähnlich

zu beurtheilen wie bei Schildkröten und Krokodilen. Nur ist es vielleicht nicht nöthig, auf die primitiven Anastomosen der Amphibienarterie zurückzugreifen, um den Ursprung aus der Carotis zu erklären; es kann sich sehr wohl um die Ausbildung von sekundären Verbindungen zwischen beiden Gefäßen handeln.

In dem Ursprung des Ramus descendens, nicht aus der Arteria vertebralis, sondern aus der A. cruralis (Filhol), dürfen wir wohl ein Analogon des Ursprungs der Intercostalis recurrens der Schildkröten und der Verbindung der A. vertebralis mit der Aorta descendens bei Krokodilen erkennen und hier dieselbe Erklärung wie dort geben, um so mehr, als auch bei Vögeln die Arteria vertebralis noch vielfach durch Vermittelung der Intercostalarterien mit der Aorta in Verbindung steht. Bei dem von mir präparirten Phasanus hatte sogar der Brusttheil der Arteria vertebralis deutlich den Charakter eines aus den Anastomosen der Intercostalarterien entstandenen Sammelgefäßes.

Über die Capitulumverbindung der Rippe bei Vögeln habe ich eigene Untersuchungen nicht anstellen können. Es erscheint mir aber nach dem bei Krokodilen Gesagten von vorn herein erlaubt, sie auf die primitive Basalstumpfverbindung der niederen Urodelen und Selachier zu beziehen.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass auch bei Vögeln Arterie und Rippe die primitive Lage zu einander bewahrt haben.

Säugethiere.

Den gewöhnlichen Verlauf und Ursprung der Arteria vertebralis sowie den Modus der Rippenbefestigung bei Säugethieren kann ich als bekannt voraussetzen, wesentliche Abweichungen von dem Verhalten beim Menschen sind mir nicht bekannt geworden. Es genügt hervorzuheben, dass die Arterie auch bei Säugethieren ventral von den Spinalnerven liegt. Die bei Cetaceen und Monotremen beobachtete einfache Verbindung eines Theiles der Rippen darf sehr wahrscheinlich als sekundär betrachtet werden. Ob die Arteria vertebralis wie beim Menschen in das Foramen intervertebrale des sechsten oder wie bei Monotremen schon in das des siebenten eindringt (Hochstetter, XVIII), interessirt wenig hinsichtlich des Vergleichs des Längsstammes der Arterie mit dem niederer Formen; wir haben ja bereits vielfach gesehen, dass die Verbindungen der A. vertebralis collateralis mit der Aorta oder deren Hauptzweigen sehr variable

sind. Immerhin zeigen die höheren Wirbelthiere in dem regelmäßigen Ursprung der Arterie aus der A. subclavia (ein Ursprung, der ja nach Gadow vielleicht auch bei Vögeln als der ursprüngliche anzusehen ist) eine bemerkenswerthe Übereinstimmung. Dass auch die Arteria vertebralis der Säugethiere mit derjenigen der Amphibien in Verbindung gebracht werden kann, bedarf nach Allem was in den vorhergehenden Abschnitten gesagt wurde, kaum der näheren Begründung. Es könnte aber gegen die Vergleichung der A. vertebralis der Säuger mit der niederer Formen eingewendet werden, dass wir hier zum ersten Mal auf ein Gefäß treffen, welches sich auf den Halstheil der Wirbelsäule beschränkt. Dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Denn es finden sich meines Erachtens Anhaltspunkte dafür, dass auch bei den Vorfahren der Säugethiere ein Ramus descendens der A. vertebralis, eine neben der Brustwirbelsäule verlaufende A. vertebralis vorauszusetzen ist.

Während die Monotremen in diesem Falle keinen Aufschluss zu geben scheinen, bietet Mustela martes einen Befund, der mir von großer Bedeutung für unsere Frage erscheint. Barkow (II) beschreibt bei diesem Thier ein von der Aorta thoracica entspringendes $1\frac{1}{2}$ Linien langes Gefäß, welches sich sogleich in zwei Äste theilt, die nun sofort nach rechts und links aus einander streben und sich beiderseits symmetrisch verhalten. Jeder dieser Äste tritt zwischen der sechsten und siebenten Rippe in den von den Colla costarum und den Processus transversi gebildeten Kanal. In diesem Canalis transversarius steigt die Arterie gegen den Kopf auf, entsendet die sechste bis zweite A. intercostalis (die erste war schlecht injicirt und nicht zu präpariren) und verbindet sich mit der in der gewöhnlichen Weise am Halse verlaufenden Arteria vertebralis. Als Besonderheit beschreibt Barkow, dass diese Arterie, welche er Arteria vertebralis dorsalis nennt, nicht vor den Querfortsätzen der Wirbel verläuft, sondern dieselben durchbohrt. Da er selbst angiebt, dass an mehreren Wirbeln der knöcherne Abschluss an der ventralen Seite der Arterie nicht vollständig war, so dürfen wir mit Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass es sich nicht um eine Durchbohrung des Querfortsatzes, sondern um eine partielle Verknöcherung von Bändern handelt, wahrscheinlich der Ligamenta colli costae media; eine Besonderheit, die für unsere Fragen eine wesentliche Bedeutung kaum beanspruchen kann.

Von Interesse ist aber der Ursprung der auf die A. vertebralis dorsalis folgenden Intercostalarterien, welche von der Aorta ent-

springen. »Arteriae intercostales ceterae (im Gegensatz zu den aus der A. vertebralis dorsalis entspringenden) more solito oriuntur; primae tamen quae originem trunci communis arteriarum vertebralium thoracicarum sequuntur, proxime sibi appositae sunt, ut arteriae laterum diversorum trunco brevissimo communi oriri videantur.« Aus dieser Beschreibung scheint mir hervorzugehen, dass die Verbindung des Längsstammes der Arteria vertebralis thoracica mit der Aorta durch eine A. intercostalis vermittelt wurde, welche an der Stelle des Ursprungs aus der Aorta ein kurzes Stämmchen mit der A. intercostalis der anderen Seite gemeinsam hatte.

Leider hat Barkow die Lage der Arterie zu den Wurzeln der Spinalnerven nicht untersucht. Ich selbst hatte nicht Gelegenheit ein Exemplar von Mustela zu präpariren.

Möglicherweise handelt es sich bei dem von Barkow untersuchten Exemplar nur um eine Varietät. Ich glaube aus seiner Beschreibung zu ersehen, dass er nicht mehr als ein Exemplar präparirt hat: bei einer Beschreibung der Arterien von Mustela putorius erwähnt er eine Arteria thoracica dorsalis nicht. Allerdings stammt diese aus dem Jahre 1829, während Barkow den Mustela martes im Jahre 1843 beschrieben hat. In jedem Falle glaube ich, dass das Vorkommen einer derartigen Arteria vertebralis dorsalis als Hinweis auf einen primitiven Zustand angesehen werden darf. Es ist hier eine Arterie ausgebildet, die in allen wesentlichen Punkten dem Ramus descendens der A. vertebralis der Krokodile entspricht, sich ähnlich wie dieser mit der Aorta in die Abgabe der Intercostales theilt und in einer ganz primitiven Weise vermittels einer Intercostalarterie aus der Aorta Blut erhält. Dass ich desshalb die Arteria vertebralis dorsalis von Mustela martes nicht direkt auf die Krokodilarterie beziehen will, ist wohl selbstverständlich.

Auch beim Menschen ist eine Fortsetzung der Arteria vertebralis auf die Brustwirbelsäule wiederholt beschrieben worden.

Quain (XXII) beschreibt und bildet folgende Varietät des Ursprungs und Verlaufs der A. intercostalis suprema ab: »The left intervertebral enters the last cervical vertebra on the right side; the superior intercostal artery is derived from the vertebral and passes downwards into the thorax through the foramen in the transverse process of the seventh cervical vertebra and afterwards between the necks of the ribs and the corresponding transverse processes of the dorsal vertebrae. It will be observed that the superior intercostal

artery of the other side descends also between the ribs and the processes of the vertebrae; and that the first aortic intercostal branch occupies a similar position in reference to the bones.« Ich füge hinzu, dass in der Abbildung die rechte A. vertebralis die erste, zweite und dritte A. intercostalis abgiebt, dass die erste A. intercostalis, welche von der Aorta kommt, zwischen Rippe und Proc. transversus des fünften Brustwirbels kopfwärts aufsteigt und die vierte, fünfte und sechste A. intercostalis abgiebt. Ob hinter der vierten Rippe die A. intercostalis suprema (oder vertebralis descendens) und die aus der Aorta kommende aufsteigende Intercostalis mit einander anastomosiren, geht weder aus dem Bild noch aus der Beschreibung mit Sicherheit hervor.

Derselbe Verlauf ist nach Henle (XVII mehrfach beobachtet worden. Es liegt nahe, auch diese Varietät auf ein bei den Vorfahren der Säugethiere vorauszusetzendes regelmäßiges Vorkommen eines Ramus descendens der A. vertebralis zu beziehen. Besonders wichtig erscheint mir der Verlauf der beschriebenen Arterie durch das Foramen transversarium des siebenten Halswirbels.

Über die Verbindung der Säugethierrippe mit der Wirbelsäule fehlen mir eigene Untersuchungen. Immerhin wird es nach dem bei Krokodilen Gesagten erlaubt sein, auch die Capitulumverbindung der Säugethiere für identisch mit der primitiven Basalstumpfverbindung zu halten. So erkennen wir auch bei Säugethieren die primitive Lage von Rippe und Arteria vertebralis zu einander.

Saurier und Ophidier.

Während wir bei primitiven Urodelen, Anuren, Gymnophionen, Schildkröten, Vögeln und Säugethieren überall den primitiven Zustand einer dorsal von der Basalstumpfverbindung der Rippe gelegenen A. vertebralis fanden, treffen wir bei Sauriern und Ophidiern auf ein durchaus entgegengesetztes Verhalten.

Bei der mikroskopischen Untersuchung verschiedener Embryonen von Anguis fragilis und Coronella laevis fand ich am Halstheil ventral von der einköpfigen Rippenverbindung und den Wurzeln der Spinalnerven und dorsal von dem M. longus colli jederseits eine longitudinal verlaufende Arterie, die ich geneigt war als A. vertebralis anzusprechen (s. Taf. I Fig. 2).

Sie ist identisch mit dem von Rathke (XXIV unter dem Namen A. vertebralis ausführlich beschriebenen Gefäße, welches bei den

Schuppenechsen wie bei den Ringelechsen meist getrennt von dem anderseitigen aus der Arteria subclavia derselben Seite ganz nahe deren Anfang entspringt und zu beiden Seiten der Mittelebene des Leibes, getrennt durch die etwa ausgebildeten unteren Dornfortsätze, ventral von der Wirbelsäule und dorsal vom M. longus colli bis zum Atlas zu verfolgen ist. Nie konnten Äste zum Kopfe oder durch das Foramen magnum zur Schädelhöhle nachgewiesen werden. Aus dieser A. vertebralis entspringen die dem vorderen Theile des Rumpfes zukommenden A. intercostales, die ihrerseits Zweige zu den Muskeln und dem Rückenmark abgeben. Nicht selten entspringen diese A. vertebrales von der rechten Aortenwurzel selbst. Von den mannigfachen Verschiedenheiten des Ursprungs interessiren uns besonders diejenigen bei den fußlosen Sauriern, bei welchen eine Umbildung der Arterie zu beobachten ist, die offenbar derjenigen parallel geht, welche zur Entstehung der sogenannten A. collaris der Schlangen geführt hat und die wohl mit der Ausbildung der Schlangenform und der Verlängerung des Rumpfes zusammenhängt. Das Wesentliche dieser Veränderung beruht in der Ausbildung eines gemeinsamen Ursprungs der beiderseitigen Arterien und in der Ausbildung eines mehr oder weniger langen cranialwärts verlaufenden gemeinsamen Stammes, der sich erst später in zwei in der Bahn der A. vertebralis der Saurier verlaufende Zweige theilt. Bei den fußlosen Sauriern giebt dieser gemeinsame Stamm auch die rudimentären A. subclaviae ab. Vielleicht wäre es richtiger zu sagen, dass die beiden A. subclaviae einen gemeinsamen Stamm ausspinnen, von dem dann auch die A. vertebrales entspringen. Bei Pseudopus geht nämlich die Arteria vertebral. jeder Seite noch deutlich von der gleichseitigen rudimentären A. subclavia ab, so dass der gemeinsame Stamm wohl den A. subclaviae zuzumessen ist. Bei Anguis aber setzt sich die A. vertebralis bereits eine kurze Strecke als einheitlicher Stamm über die Stelle der Abzweigung der A. subclaviae fort und theilt sich erst weiter kopfwärts in je einen Zweig für die rechte und linke Seite des Halses. Während der gemeinsame Stamm bei Pseudopus nur über zwei Wirbel verläuft, erstreckt er sich bei Ophisaurus schon über drei, bei Aconthias meleagris (wo Rathke allerdings die Endäste nicht mehr erkennen konnte) selbst über sechs Wirbel. Dieser gemeinsame Stamm der A. vertebralis liegt immer zwischen den M. longi colli. Für uns ist von besonderer Bedeutung, dass im Bereich des vorderen Halsabschnittes der Saurier ausnahmslos zwei Arterien vorhanden sind, welche dorsal von den M. longi colli und

ventral von der Rippenbefestigung und den Wurzeln der Spinalnerven gelagert sind.

Von der A. collaris der Schlangen hat Schlemm (XXVII) eine Beschreibung gegeben, welche von Rathke vervollständigt wurde. Die Arterie entspringt aus der Aorta unterhalb der Carotis, geht dorsal vom Ösophagus und ventral von der subvertebralen Muskulatur nach vorn und dringt ungefähr acht bis zehn Wirbel vor dem Herzen in diese Muskelschicht ein. In einiger Entfernung vom Kopfe (an meinen Exemplaren von Coronella laevis und Tropidonotus natrix an der Stelle, wo sich die A. collaris in die Muskulatur versenkt) theilt sie sich in zwei dünne Äste, welche mit dem Präparirmikroskop und in Serienschnitten noch über mehrere Wirbel kopfwärts zu verfolgen sind. Die A. collaris giebt zahlreiche Intercostales ab, die ich wie Schlemm im Gegensatz zu Rathke ausnahmslos mit einem gemeinsamen Stämmchen entspringen sah.

Dieses trat auf der linken Seite der Wirbelsäule durch die subvertebrale Muskulatur und theilte sich in zwei Zweige, deren einer zwischen den unteren Dornfortsätzen auf die linke Seite hinüberging, während der andere direkt den Weg einer A. intercostalis dextra einschlug. Auch von den beiden cranialen Endästen der A. collaris, die genau in der Bahn der A. vertebrales der Saurier verlaufen, sah ich Zweige abgehen, die sich wie A. intercostales zu verhalten schienen. Wir kommen also zu dem Resultat, dass auch am vorderen Halsabschnitt der Schlangen, wie es scheint regelmäßig, jederseits ein dorsal von dem M. longus und ventral von der Rippenbefestigung und (wie mikroskopisch nachweisbar war) von den Wurzeln der Spinalnerven in longitudinaler Richtung verlaufender Arterienstamm gelegen ist. Dass die A. collaris der Schlangen mit Rathke auf die A. vertebr. der Saurier zu beziehen ist, scheint mir aus der hier gegebenen Beschreibung der beiden Arterien hervorzugehen. Die Vergleichung der A. vertebr. der Schlangen mit der A. subvertebralis der Krokodile und der Carotis communis profunda der Vögel, welche Rathke in früherer Zeit angeregt hatte, ist von ihm selbst später wohl mit Recht wieder aufgegeben worden.

Bei der Vergleichung der Saurier und der Ophidier einerseits und der Amphibien andererseits kann es sich nur um den deutlich dorsal von den M. longi gelegenen Halsabschnitt der beschriebenen Reptilienarterie handeln, und im Folgenden werde ich unter der A. vertebralis der Saurier und Schlangen immer nur diesen verstehen. Zu einem sicheren Resultate bin ich aber in dieser

Vergleichung nicht gekommen. Für die Homologie spricht die Lage der Arterie dorsal von der durch die Longi colli dargestellten ventralen Muskulatur, welche homolog der bei Amphibien in ähnlicher Weise angeordneten ist. Eben so die an Zustände bei Salamandrinen erinnernde Lage ventral von Rippenbefestigung und Nerven neben dem Wirbelkörper. Die Ursprungsverhältnisse will ich nach dem in früheren Abschnitten Gesagten nicht weiter besprechen. Ich habe sie nicht verwerthen können. Bei einem Embryo von Hatteria war die Arteria vertebralis leider nicht mit genügender Sicherheit zu verfolgen. Da mir ein erwachsenes injicirtes Exemplar nicht zur Verfügung stand, so musste ich auf die Bearbeitung der A. vertebralis von Hatteria leider verzichten. Der richtige Weg zur Entscheidung scheint mir die Untersuchung der Rippenbefestigung der Saurier. Sollte sich herausstellen, dass die Rippe bei ihnen in gleicher Weise wie bei Urodelen mittels eines Rippenträgers auf den Neuralbogen gewandert ist, so würde sich daraus allerdings auch mit großer Wahrscheinlichkeit die Homologie der A. vertebralis der Saurier und Amphibien ergeben.

Befestigung der Rippe am Saurier- und Schlangenwirbel.

Es standen mir zur Verfügung Embryonen von Platydactylus, Lacerta vivipara, Anguis fragilis und Coronella laevis, außerdem ein Embryo von Hatteria punctata. Letzteren verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Thilenius, welchem ich dafür zu besonderem Danke verpflichtet bin. Hatteria wurde auf Querschnitten, die übrigen Embryonen wurden auf Quer- und Horizontalschnitten untersucht. Bei allen war das Skelet der Wirbelsäule und ihrer Anhänge bereits knorplig ausgebildet, bei einigen zeigte sich der Beginn der Verknöcherung.

Die in der Reihe der Amphibien erworbene Befestigung der Rippe am oberen Bogen fand sich bei allen Embryonen wieder. Nirgends fand sich eine ausschließlich dem Wirbelkörper angeheftete Rippe. Wohl aber vertheilt sich in vielen Fällen der Rippenansatz auf Bogen und Körper.

Schauinsland (XXV) giebt an, dass er die Anlagen der Rippen bei Hatteria vom ersten Augenblick an in kontinuirlichem Zusammenhange mit den Anlagen der oberen Bogen gefunden habe. Auch nach der Verknorpelung bleibe zunächst der Zusammenhang zwischen Rippe und Wirbel ein vollständiger. Eine Trennungslinie im Knorpel

sei Anfangs nicht nachzuweisen, wenn sie auch bald auftrete. Nach Schauinsland sind die Rippen ferner einköpfig und stehen quer zu den Körperbogensuturen und zwar in der Weise, dass sie Anfangs dem Bogen zum größeren, dem Körper zum kleineren Theil aufsitzen, während sie sich später gleichmäßig auf Beide vertheilen. Er meint, dass sich vielleicht aus dieser Theilung der Rippe zur Körperbogennaht die später angedeutete Zweiköpfigkeit der Rippe erkläre.

Ich finde bei dem Hatteria-Embryo die Rippen am Schwanz der Körperbogengrenze angeheftet, dem Bogen zum größeren, dem Körper zum kleineren Theil. Dasselbe trifft zu für den hinteren Sacralwirbel, am vorderen ist die Ansatzstelle der Rippe am Körper noch schmäler als am hinteren. Am Rumpf und Hals legt sich der in dorso-ventraler Richtung erheblich verbreiterte Rippenkopf zum größeren Theile dem oberen Bogen an, zum kleineren greift er auf Bogenkörpergrenze und Wirbelkörper über. Vielfach ist es nicht leicht festzustellen, wo der Bogen beginnt und wo der Körper aufhört. Die ersten drei Wirbel entbehren der knorpligen Rippen der Proatlas wird nicht mitgezählt. Am Atlas finde ich ein Rippenrudiment nicht, dagegen ist ein solches am Epistropheus zu erkennen, in Gestalt eines dem linken oberen Bogen aufsitzenden Knöpfchens, bestehend aus dicht gedrängten Zellen, deren Kerne sich lebhaft mit Karmin gefärbt haben. Hyaline Knorpelgrundsubstanz konnte ich in diesem Zellhaufen nicht nachweisen. Rechts finde ich etwas Entsprechendes nicht. Dagegen wiederholt sich eine ähnliche Bildung beiderseits am dritten Wirbel. Nur ist der Zellhaufen hier etwas größer und noch schärfer umrissen. Zur Differenzirung hyalinen Knorpels ist es auch hier nicht gekommen. Die Anheftung geschieht wie am Epistropheus am oberen Bogen. Ich hebe hervor, dass diese Rippenrudimente keine Spur einer proximalen Gabelung erkennen lassen. Der vierte Wirbel trägt zwei ausgebildete, kurze knorpelige Rippen.

Auch bei den übrigen untersuchten Embryonen befestigt sich die Rippe wesentlich am oberen Bogen (s. Taf. I Fig. 1, 2 und 3), indem sie vielfach auch auf Körperbogengrenze und Wirbelkörper übergreift.

Ich hebe hervor, dass ich einen Zusammenhang der Rippe mit der Körperbogengrenze und dem Körper in vielen Fällen nicht erkennen konnte, z. B. bei Lacerta vivipara an hinteren Rumpfwirbeln, dem vorderen Sacralwirbel und hinteren Schwanzwirbeln, bei Platydactylus an den Sacralwirbeln und vorderen Rumpfwirbeln. Bei

Anguis befestigen sich die Rippen ebenfalls wesentlich am oberen Bogen; im Allgemeinen reicht der Ansatz bis an die Körperbogengrenze heran. Bei Coronella sitzen die Rippen vorderer Schwanzwirbel genau der Körperbogengrenze auf. Am Halse ist das Übergreifen des Rippenansatzes auf den Wirbelkörper sehr ausgesprochen.

Es finden sich also kleine Differenzen in der Lokalisation des Rippenansatzes am Wirbel und zwar sowohl zwischen den verschiedenen Körperregionen eines und desselben Thieres wie zwischen den verschiedenen Thierformen überhaupt. Diese Unterschiede haben mir aber für unsere Fragen wichtige Gesichtspunkte nicht ergeben.

Die Stelle des Wirbels, in welcher die Rippe sich befestigt, ist fast regelmäßig ausgezeichnet durch eine Vorbuckelung, welche einmal klein und unbedeutend bleibt, in anderen Fällen aber zu einem großen, massigen Querfortsatz ausgebildet wird.

Der Rippenkopf ist bei allen sacralen und präsacralen Rippen der untersuchten Embryonen einheitlich. (Auf die proximale Gabelung der Schwanzrippen komme ich später zurück.) Nie fanden sich am Rumpf proximal gegabelte Rippen. Dass die distale Gabelung, wie sie insbesondere an den Lymphapophysen der Schlangen und fußlosen Saurier zu beobachten ist, mit einer echten Zweiköpfigkeit und etwa einer doppelten Rippenanlage nichts zu thun hat, scheint mir von Cligny (V) sichergestellt zu sein, wie ich an dieser Stelle kurz erwähnen möchte. Auch erinnere ich daran, dass bereits bei Fischen distale Gabelungen vorkommen, welche keinesfalls auf eine doppelte Rippenanlage zu beziehen sind.

Nachdem im Vorhergehenden die Befestigung der Rippe an der Wirbelsäule der genannten Formen im Allgemeinen charakterisirt worden ist, gehen wir nun über zu einer genaueren Darstellung der einschlägigen Verhältnisse, indem wir mit Hatteria beginnen.

In der Beschreibung der Rippenbefestigung am Hals und Rumpf des Hatteria-Embryos kann ich mich kurz fassen. Ich habe der Beschreibung, die Schauinsland gegeben hat, nur wenig hinzuzufügen. Der Rippenkopf ist in dorsoventraler Richtung sehr erheblich verbreitert, in cranio-caudaler Richtung bleibt er schmal. Auf die von Schauinsland beobachtete seichte Furche, welche die Scheidung in Capitulum und Tuberculum andeutet, komme ich später zurück. Der Querfortsatz, welcher die Rippe trägt, ist entsprechend der Gestalt des Rippenkopfes hoch und schmal. Wie Schauinsland finde ich den Querfortsatz an den vorderen Rumpf- und den hinteren Halswirbeln mächtiger als an den hinteren Theilen des Rumpfes. Er

springt nie sehr weit vor; am deutlichsten hebt er sich an vorderen Rumpfwirbeln ventral vom Körper ab. Die hyaline Knorpelsubstanz des Körpers und Bogens geht kontinuirlich in die des Querfortsatzes über. Auch sah ich nirgends die perichondrale Verknöcherung zwischen Bogen und Querfortsatz eingreifen, wie dies Görtert bei Amphibien mehrfach beobachtet hat. Die Gelenkkapsel ist besonders an der Ventralseite durch Bandmassen verstärkt, welche sich aus dem die Rippe einhüllenden Perichondrium auf den Querfortsatz und von diesem, genau dem Umriss des Wirbels angeschlossen, auf den Wirbelkörper fortsetzen.

Bei Platydactylus ist der Rippenkopf am Rumpf nur wenig verbreitert; an den vorderen Rumpf- und den Halsrippen nimmt sein Durchmesser in dorsoventraler Richtung zu (s. Taf. I Fig. 3). Der Querfortsatz ist am Rumpf oft kaum ausgeprägt, vielfach bildet er nur einen niedrigen Gelenkkopf für die konkave Gelenkfläche des Rippenkopfes. Am Halse vergrößert er sich wie der Rippenkopf in dorsoventraler Richtung und setzt sich hier besonders auf der Ventralseite schärfer gegen den Wirbel ab. Der Knorpel des Querfortsatzes geht kontinuirlich in den des übrigen Wirbels über; eine Trennungslinie zwischen beiden ist nicht vorhanden. Am Rumpf sind Verstärkungsbänder der Kapsel kaum ausgeprägt, am Hals sind derartige Züge auf der Ventralseite hier und da zu bemerken. Im Allgemeinen folgen sie wie bei Hatteria dem Umriss der Rippe einerseits, des Querfortsatzes und Wirbels andererseits. An einem Halswirbel folgt das Band, nachdem es die Rippe verlassen hat, nicht dem Kontour des Wirbels, sondern schlägt frei einen selbständigen, geraden Weg zum Wirbelkörper ein (s. Figur). Ein Knorpelkern ist in diesem Bande nicht vorhanden.

Bei Lacerta ist der Rippenkopf am Rumpf höher als bei Platydactylus. Der Querfortsatz ist nur ein flacher Buckel, welcher nicht scharf gegen Bogen und Körper abgesetzt ist. Bei den von mir untersuchten Exemplaren hat sich der Rippenkopf in seinen centralen Partien bereits vom Querfortsatz abgegliedert, in den peripheren ist der Zusammenhang noch erhalten; eine deutliche Trennungslinie ist auch hier bereits vorhanden. Besonders deutlich und regelmäßig hat sich die Kontinuität von Querfortsatz und Rippe an der Ventralseite erhalten. Kapselbänder sind vor Allem an der Ventralseite entwickelt. Sie lösen sich als kräftige Bandmassen aus dem Perichondrium der Rippe und verlaufen zum Wirbelkörper, dessen Kontour sie streng folgen.

Bei Anguis (s. Taf. I Fig. 2) ist der Rippenkopf am Rumpf etwa eben so hoch wie bei Lacerta, eher etwas höher. Er trägt einen schwanzwärts gerichteten starken Fortsatz, welcher besonders deutlich auf Horizontalschnitten zu erkennen ist. Dieser Fortsatz zeigt etwa auf das benachbarte Spinalganglion. Ich sah ihn nie den Anschluss an den Wirbel gewinnen; dagegen befestigen sich regelmäßig starke Muskelbündel an ihm, so dass ich ihn als Muskelfortsatz bezeichne. Der Querfortsatz des Wirbels ist meist stärker entwickelt als bei Lacerta und, besonders ventral, schärfer gegen den Bogen abgesetzt. Je mehr man sich der Halsregion nähert, um so deutlicher prägt er sich aus, so dass er immer mehr den Namen: Querfortsatz verdient. Im Bereich der vorderen Rumpf- und Halsgegend erhebt er sich stärker über das Niveau des Neuralbogens, vor Allem aber setzt er sich auch schärfer gegen ihn ab, indem er sich wie ein Pilz mit sehr niedrigem und breitem Stiel über ihn erhebt. So entsteht sowohl an der dorsalen wie an der ventralen Grenze von Wirbel und Querfortsatz eine flache, longitudinal verlaufende Rinne, welche allerdings dorsal meist nur angedeutet ist. Überall aber geht, am Rumpf wie am Hals, der Knorpel des Wirbels ohne Trennungslinie in die Substanz des Querfortsatzes über. Schon am Rumpf sind besonders dorsal kräftige Bänder entwickelt, die sich aus dem Perichondrium der Rippe auf den Wirbel fortsetzen. Im Bereich der vorderen Rumpf- und der Halswirbel gewinnen auch die ventralen Bänder an Stärke. Wie bei Hatteria, Platydactylus und Lacerta setzen sie sich aus dem ventralen Perichondrium der Rippe auf den Querfortsatz und den Wirbelkörper fort. Wo die ventrale Rinne an der Grenze von Querfortsatz und Wirbel noch nicht ausgeprägt ist, folgen diese ventralen Bänder dem Kontour des Wirbels; wo sie bereits deutlich ist, pflegen die Kapselbänder sich unabhängig vom Wirbel zu machen und diese Rinne zu überbrücken. Eben so thun dies die dorsalen Kapselbänder, falls eine dorsale Rinne angedeutet ist.

Im Wesentlichen dasselbe Bild wie die Halswirbel von Anguis bietet nun der größte Theil der Rumpfwirbel von Coronella (s. Taf. I Fig. 1), abgesehen von den Verschiedenheiten in der Vertheilung des Rippenansatzes auf Bogen und Wirbelkörper. Die Stadien von Coronella, welche ich untersuchte, sind älter als diejenigen von Anguis. Sie zeigen bereits den Beginn der Verknöcherung, welche bei Anguis noch fehlt. Alle Umrisse sind schärfer, insbesondere die Bänder sind deutlicher ausgeprägt. Die Pilzform des sehr mächtigen Quer-

fortsatzes ist noch ausgesprochener als bei Anguis. Die im Querschnitt dorsal und ventral spitz auslaufenden Ränder des Pilzhutes sind gegen die Mittellinie des Körpers geneigt. Die Substanz des Wirbelbogens und Körpers, resp. der Grenzzone setzt sich meist kontinuirlich in die des Querfortsatzes fort. Am Hals behauptet er in manchen Fällen eine gewisse Eigenart gegenüber dem Wirbel, indem seine Zellen kleiner als die des Wirbels sind und eine besondere Anordnung in Reihen erkennen lassen. Die periostale Verknöcherung sah ich nie zwischen Wirbel und Fortsatz eingreifen. Der Rippenkopf hat wie bei Anguis eine etwa beilförmige Gestalt und lässt denselben schwanzwärts gerichteten kräftigen Muskelfortsatz erkennen. Die Kapselbänder sind sehr stark ausgebildet. Das ventrale Band befestigt sich einerseits am Rippenkopf, andererseits am Rande der Gelenkfläche des Querfortsatzes und setzt sich von hier im Bereich des Rumpfes über die eigentliche Kapsel hinaus fort, überbrückt meist, am Rumpf regelmäßig, die Rinne am Fuße des Querfortsatzes und ist auf dem Wirbelkörper bis zur Medianlinie zu verfolgen. In der ventralen Rinne ist am Rumpf regelmäßig ein Spaltraum (Lymphgefäß?) entwickelt. In der Halsgegend, wo diese Gewebsspalte fehlt und die Rinne flacher ist, pflegt das Band sich an den Umriss des Wirbels zu halten. Auch am dorsalen Kapseltheil ist ein starker Bandzug entwickelt, der die dorsale Rinne oft überbrückt, um auf den Neuralbogen auszustrahlen; nur kommt es hier nicht zur Ausbildung eines Spaltraumes. Wie ich mich an Horizontalschnitten durch den Rumpf von Coronella überzeugen konnte, ist auch an der ganzen cranialen Fläche der Gelenkkapsel eine dieselbe verstärkende Bandmasse entwickelt, welche sich hier überall am Rande der Gelenkflächen anheftet und sich nicht weiter fortsetzt. An der caudalen Seite sah ich erhebliche Verstärkungen der Kapsel nicht.

Ich habe wiederholt erwähnt, dass ich bei den untersuchten Embryonen proximal gegabelte Rumpfrippen nicht gefunden habe. Nun erwähnt Gegenbaur in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (X), dass an den Hals- und vorderen Rumpfrippen der Lacertilier und Schlangen Bänder zu finden seien, welche vom Rippenhals zur Bogenbasis ziehen und wohl als der Rest einer ventralen Rippenspange aufzufassen seien, da öfter ein Knochenfortsatz des Rippenhalses in sie hineinrage. Ich habe derartige Bänder an zwei Skeleten von Lacerta viridis und agilis beobachtet; den von Gegenbaur erwähnten Knochenfortsatz sah ich nicht.

Auch Cligny (V) beschreibt bei der Blindschleiche eine zweiköpfige Rippe am letzten Lumbalwirbel, und bei Vipera aspis an dem dritten Halswirbel einen gegen den unteren Dornfortsatz gerichteten Fortsatz. Ein Skelet von Vipera aspis stand mir nicht zu Gebote, bei zahlreichen anderen Schlangen konnte ich einen derartigen Fortsatz nirgends erkennen, auch die zweiköpfige Lumbalrippe fand ich am Skelet von Anguis nicht. Cligny glaubt außerdem bei Vipera aspis eine vorknorpelige Anlage einer zweiten, ventralen Rippenspange nachgewiesen zu haben, welche im weiteren Verlauf der Entwicklung nicht weitergebildet werden soll.

Ich gebe seine Beschreibung hier wörtlich wieder:

»A mesure qu'on approche de la vertèbre on constate un épaississement de la côte et en même temps une incurvation vers le bas. Chose remarquable, la côte n'aborde pas franchement le tubercule costal, elle arrive à son voisinage par en haut et si l'on prolonge la courbe que décrit la côte on voit qu'elle passe devant la facette principale de la pleurapophyse en s'en écartant quelque peu. Les connexions à cet égard sont notablement différentes de ce qu'elles seront plus tard.

Mais la particularité la plus intéressante de la côte au stade où nous sommes, c'est que la ligne qui en prolonge la direction et que nous avons imaginée tout à l'heure existe réellement. Le tissu dense qui entoure la côte de toute part ne s'arrête point en même temps que le cartilage, c'est-à-dire au coin supérieur du tubercule costal; il continue bien au delà sous forme d'un cordon qui passe devant la facette principale de la pleurapophyse; il est à ce moment dirigé obliquement vers l'intérieur et vers le bas; puis on le voit se redresser et filer horizontalement sous le centre de la vertèbre pour venir se terminer au voisinage du plan sagittal . . . .

L'ébauche cartilagineuse de la côte est nettement circonscrite par suite de l'aplatissement des cellules les plus externes, par la distribution de la substance fondamentale; or à l'endroit où la côte se continue par le cordon qui nous occupe, le contour perd toute sa netteté; il n'y a plus de cellules aplaties et même la substance hyaline se rarifie progressivement au point que l'on a peine à limiter la côte dans cette direction . . . .«

Das Gewebe, aus welchem das fragliche Band besteht, bezeichnet Cligny als Vorknorpel. Die Zeichnung, welche er giebt, ist leider nicht recht deutlich.

Die Stadien von Coronella, welche ich zu untersuchen Gelegen-

heit hatte, sind freilich älter als diejenigen von Vipera aspis, bei welchen Cligny den beschriebenen Befund erhoben hat. Erheblich jünger sind die Stadien von Anguis, allerdings sind auch hier die oberen Bögen bereits geschlossen, während sie dies bei Cligny's Exemplaren noch nicht sind. Wie aus meiner oben gegebenen Beschreibung hervorgeht, konnte ich weder bei Coronella noch bei Anguis etwas von einer in einem ventralen Bande versteckten zweiten proximalen Rippenspange entdecken.

Die von Cligny erwähnte Rarifikation der hyalinen Knorpelsubstanz in der Umgebung der Ansatzstelle des ventralen Bandes an der Rippef and ich ebenfalls; genau dasselbe aber auch an der Insertionsstelle des dorsalen Kapselbandes. Die Zellen, welche diese Bänder zusammensetzen, sind vielfach schwer oder gar nicht von denen des Vorknorpels zu unterscheiden; dasselbe wiederholt sich aber an vielen Stellen des Kapselapparates.

Da mir nun leider Embryonen von Coronella und Anguis in dem von Cligny geforderten Stadium nicht zur Verfügung standen, konnte ich seine Angaben nicht genauer kontrolliren. Dagegen konnte ich die primitiveren Formen Lacerta und Platydactylus, sowie Hatteria auf diese Frage hin prüfen. Cligny selbst erwartet bei diesen ein deutlicheres Bild, selbst im knorpeligen Stadium.

Ich habe zunächst die Embryonen von Lacerta und Platydactylus genau auf Andeutungen einer proximalen Zweiköpfigkeit der Rumpf- und Halsrippen durchgesehen. Die Embryonen von Lacerta stehen auf der Höhe der knorpeligen Ausbildung, die Verknöcherung fehlt noch; bei Platydactylus hat sie eben begonnen. Auch bei diesen Formen habe ich keinerlei Andeutung einer zweiten ventralen Spange gefunden, weder am Rumpf noch am Hals.

Bei der Hatteria beschreibt Owen (cit. nach Günther, XV) am vierten Halswirbel eine kurze »Pleurapophyse« beiderseits, »with a bifurcate proximal end articulated by a broad tubercle to the diapophysis and by a slender neck and head to a rudimental parapophysis«. Am fünften Halswirbel beschreibt Owen eine einköpfige Pleurapophyse.

Günther bestätigt diese Beschreibung, giebt aber an, dass bei einem der drei von ihm untersuchten Skelete die Pleurapophyse der vierten Rippe nicht gegabelt war, dass vielmehr die untere Spange hier durch ein Band ersetzt wurde, während jede Spur einer Parapophyse fehlte. An der Vorderfläche des Kopfes der Rippen beschreibt er eine »Shallow longitudinal groove«.

Baur (IIIb) untersuchte zwei Exemplare von Hatteria und fand bei beiden am Atlas einköpfige, am Epistropheus zweiköpfige, bandförmige Rippen. Der dritte Wirbel des einen Thieres trug zweiköpfige knöcherne, der des anderen zweiköpfige bandförmige Rippen; der vierte in beiden Fällen zweiköpfige knöcherne Rippen, deren Capitulum am proximalen Ende bandförmig war. Der fünfte Wirbel trug wie alle folgenden einköpfige knöcherne Rippen.

Osawa (XXI) beschreibt knöcherne Rippen vom vierten Halswirbel an; die erste Halsrippe sei an ihrem proximalen Ende in zwei Theile getheilt, welche Albrecht (I) als tubérosité und col rudimentaire bezeichnet habe. Die Arbeit Albrecht's war mir leider nicht zugänglich.

Fig. 6.

Hatteria punctata; erwachsenes Thier. Halswirbelsäule von links gesehen. R_1 erste knöcherne Rippe mit einem ventralwärts abzweigenden Ligament *l*. R_2 zweite knöcherne Rippe mit gesonderter ventraler Rippenspange *r.R*. R_3 dritte knöcherne Rippe. R_4 vierte knöcherne Rippe. Nach einem Präparat des Berliner Museums gez. von Fräul. I. Schöne.

Ich selbst hatte Gelegenheit, ein großes weiches Skelet von Hatteria zu untersuchen, für dessen Überlassung ich Herrn Geheimrath Möbius in Berlin zu großem Danke verpflichtet bin. Die von Baur erwähnten und von Schauinsland (XXVI) bestätigten ligamentären Rippen an den drei ersten Wirbeln sind an diesem Exemplar nicht mit Sicherheit zu erkennen. Der vierte Wirbel trägt das erste knöcherne Rippenpaar (s. Textfig. 6). Beiderseits entsendet der Rippenhals ventralwärts ein Band, welches frei zum Wirbelkörper verläuft und sich an diesem befestigt. Der fünfte Wirbel trägt das zweite knöcherne Rippenpaar. Auf der linken Seite (s. Fig. 6) zweigt sich von der Ventralseite des Rippenhalses ein feiner knöcherner Fortsatz ab, welcher den Wirbelkörper erreicht und durch fibröse Züge an ihm befestigt ist; dieser Fortsatz ist mit der ganzen Rippe gegen den Wirbel frei beweglich; ob eine gelenkige Verbindung mit dem Wirbelkörper ausgebildet ist, konnte ich nicht feststellen. Während demnach die zweite knöcherne Rippe auf der linken Seite eine vollständige proximale Gabelung erkennen lässt, ist dies auf der rechten Seite nicht der Fall. Die Zweiköpfigkeit ist rechts nicht ausgebildet, sondern nur angedeutet durch tiefe Furchen, welche auf der cranialen wie auf der caudalen Oberfläche des Rippenkopfes ein

kleineres Capitulum von einem mächtigen Tuberculum abgrenzen. Die folgenden Rippen sind beiderseits einköpfig, zeigen aber zum Theil an ihrer Vorderfläche eine Längsfurche, welche eine Scheidung des Rippenkopfes in Tuberculum und Capitulum andeutet. Auch auf der Hinterseite konnte ich einige Male eine entsprechende Furche erkennen. Ob diese Furchen regelmäßig, wie Schauinsland angiebt, der Bogen-Körpernaht entsprachen, konnte ich ohne Zerstörung des Skeletes nicht wahrnehmen. An den Rippen des hinteren Rumpfabschnittes werden sie undeutlich.

Handelt es sich nun am Hals von Hatteria um die Reste einer früheren Zweiköpfigkeit oder um den ersten Beginn einer Scheidung des Rippenkopfes in ein Tuberculum und ein Capitulum? Die Untersuchung des Embryos hat mir einen sicheren Aufschluss nicht gegeben. Wie erwähnt, erscheinen hier die Rippen zunächst einheitlich. Bei genauer Untersuchung fand ich aber, dass am Kopf der zweiten bis vierten knöchernen Rippe beiderseits auf der hinteren Fläche eine ziemlich tiefe Längsfurche ausgebildet ist, welche entsprechend den Zuständen am Skelet des erwachsenen Thieres die Scheidung des Kopfes in ein Capitulum und ein etwas kräftigeres Tuberculum andeutet. Auf einzelnen Schnitten fand sich demnach das Trugbild einer ausgebildeten Zweiköpfigkeit: das Tuberculum befestigt sich am Bogen, das Capitulum am Körper und der Grenzzone zwischen Körper und Bogen. Auf dem Plattenmodell war diese Längsfurche wohl zu erkennen. Auch die erste knöcherne Rippe weist Spuren davon auf. An der fünften Rippe und den folgenden fehlen derartige Furchen, so weit ich es erkennen konnte, vollständig.

Ich vermuthe, dass in diesem embryonalen Zustande die Andeutung einer proximalen Gabelung gegeben ist, und dass die am erwachsenen Thiere meist nur angedeutete Trennungslinie zwischen Tuberculum und Capitulum der hinteren Längsfurche beim Embryo entspricht. Es liegt die Annahme nahe, dass sich die wahre Zweiköpfigkeit der einen oder der anderen knöchernen Rippe aus diesem knorpeligen Zustande herausbildet, indem die dünne Knorpellage, welche beim Embryo Tuberculum und Capitulum an der Vorderfläche der Rippe vereinigt, späterhin in einzelnen Fällen nicht verknöchert und schwindet.

Ob es sich aber bei der Hatteria um die letzten Reste einer ehemals deutlich ausgeprägten Zweiköpfigkeit handelt oder um den Beginn einer Trennung des breiten Rippenkopfes in Tuberculum und Capitulum, das wage ich nicht zu entscheiden.

Da nach Göppert bei Urodelen beide Rippenspangen Beziehungen zum Rippenträger besitzen, so musste diese Untersuchung der Rippen der Saurier und Schlangen auf eine eventuell bestehende proximale Gabelung vorausgehen, bevor die Frage der Existenz oder Nichtexistenz eines Rippenträgers an den sacralen und präsacralen Wirbeln dieser Formen zu beantworten war. Diese Antwort ergiebt sich aus allem Vorhergehenden von selbst. Am Rumpf und Hals der Saurier und Schlangen ist ein Rippenträger nicht zu erkennen. Auch fehlt dem die Rippe tragenden Querfortsatze jede Selbständigkeit gegenüber dem Wirbel.

Es bleibt die Frage, ob der Rippenträger nicht etwa in den von Goette (XIV) und Anderen beschriebenen sogenannten rudimentären Bögen zu suchen ist. Denn an Schwanzwirbeln mit derartigen rudimentären Bögen findet man in der That zweiköpfige Rippen, deren horizontal gestellte Spangen mit dem vorderen ausgebildeten und dem hinteren rudimentären Bogen in Verbindung stehen. Die einschlägigen Verhältnisse sind von Goette so genau beschrieben worden, dass ich kaum etwas hinzufügen kann. Ich untersuchte Embryonen von Lacerta vivipara, Platydactylus und Anguis fragilis auf Horizontalschnitten. Für uns ist wichtig, dass der hintere rudimentäre Bogen in der That am Schwanze vielfach völlig getrennt von dem vorderen Hauptbogen ist. Weiter vorn verschmilzt regelmäßig der hintere rudimentäre Bogen mit dem vorderen ausgebildeten, ist aber noch an einzelnen präsacralen Wirbeln von demselben zu unterscheiden. Immer aber liegt er genau hinter dem Hauptbogen und bildet einen Theil der Wand des Wirbelkanals. Die Rippen sah ich mit dem hinteren Bogen nur am Schwanz in Verbindung. An vorderen Wirbeln, an denen ich den rudimentären Bogen deutlich erkennen konnte, war der Zusammenhang regelmäßig aufgehoben und von einer zweiten Rippenspange fehlte jede Spur. Schon diese wenigen Thatsachen scheinen mir zu genügen, um die Homologie dieses rudimentären Bogens mit dem Rippenträger der Amphibien abzulehnen. Der Rippenträger der Amphibien legt sich lateral an den Neuralbogen an, der rudimentäre Bogen der Saurier liegt hinter ihm, und zwar so exquisit in der Begrenzung des Wirbelkanals, dass mir diese Lage wesentlich erscheint, um so mehr, als von Andeutungen einer früheren seitlichen Anlehnung an den Neuralbogen nichts zu erkennen ist. Weiter verliert die Rippe am Rumpfe jede Beziehung zu dem fraglichen Skelettheil, obwohl dies an den hinteren Rumpfwirbeln noch deutlich erkennbar ist. Dass aber der Rippen-

träger der Amphibien sich von seiner Rippe emancipirte, ist nicht bekannt und es wird nicht möglich sein, anzunehmen, dass der Rippenträger bei Sauriern gerade an denjenigen Wirbeln den Zusammenhang mit der Rippe verloren haben sollte, an denen die Rippen ausgebildet sind und in Funktion stehen (Göppert). Wir werden uns daher dahin aussprechen, dass der rudimentäre Bogen am Saurierschwanz nichts mit einem Rippenträger zu thun hat. Zur Deutung des rudimentären Bogens und der Gabelung des Rippenkopfes am Schwanz der Saurier kann ich etwas Positives nicht hinzufügen.

Es ist mir also nicht gelungen, eine Rippenträgerbildung bei Sauriern und Schlangen nachzuweisen. Die Möglichkeit, dass trotzdem den Vorfahren der Saurier ein Rippenträger zukam, kann ich nicht ausschließen, da ich auch für die Annahme einer einfachen dorsalen Verschiebung der Saurierrippen entscheidende Thatsachen nicht beibringen kann. Eine derartige entscheidende Thatsache war bei den Gymnophionen der Zusammenhang des rippentragenden Querfortsatzes mit den unteren Bögen des Schwanzes.

Fasse ich Alles zusammen, so glaube ich doch, dass meine Untersuchungen, wenn auch nicht entscheidend, so doch mit Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, dass die Saurierrippe ähnlich wie die Rippe der Anuren und Gymnophionen ohne Rippenträgerbildung dorsalwärts verschoben worden ist. Ob sich an dieser Wanderung der Basalstumpf betheiligt hat, ist ebenfalls nicht entschieden, nach den Erfahrungen bei Amphibien aber wahrscheinlich. Jedenfalls hat der Basalstumpf bei den Sauriern wie bei den Reptilien überhaupt seine Selbständigkeit gegenüber dem Wirbelkörper und dem Neuralbogen verloren.

Für die Auffassung der Arteria vertebralis der Saurier und Schlangen ergiebt sich aus diesen Untersuchungen etwas Sicheres nicht.

Die Resultate dieser Arbeit fasse ich kurz folgendermaßen zusammen:

1) Die Arteria vertebralis der Urodelen liegt ventral von den Spinalnerven, die der Anuren dorsal von ihnen. Wahrscheinlich ist die Arteria vertebralis der Anuren von der der Urodelen abzuleiten.

2) Die Arteria vertebralis der Schildkröten, Krokodile, Vögel und Säugethiere ist wahrscheinlich von der der Amphibien abzuleiten. Für die Arteria vertebralis der Saurier und Schlangen ist eine solche Ableitung nicht gelungen.

3) Bei Schildkröten, Krokodilen, Sauriern und Schlangen ist eine Rippenträgerbildung ähnlich derjenigen bei Urodelen nicht nachgewiesen worden.

Für die Erlaubnis, das Institut und das Material der anatomischen Anstalt zu Heidelberg benutzen zu dürfen, sage ich Herrn Geheimrath Gegenbaur meinen aufrichtigen Dank, eben so Herrn Professor Göppert für die Anregung zu dieser Arbeit und für die vielfache Unterstützung, die er mir im Verlauf derselben hat zu Theil werden lassen.

Verzeichnis der im Text angeführten Arbeiten.

I. Albrecht, Note sur la présence d'un rudiment de proatlas de Hattéria punctata. Bull. Mus. Roy. Belg. 1883.
II. Barkow, Disquisitiones recentiores de Arteriis Mammalium et avium. Nova acta Academ. Leopold. Tome XX. 1843.
IIIa. Baur, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894.
IIIb. —— On the rib-articulation in Sphenodon. Amer. Nat. 1886. Vol. XX.
IV. Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—1821.
V. Cligny, Vertèbres et cœurs lymphatiques des ophidiens. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Tome XXXII.
VI. Dollo, Sur la morphologie des côtes. Ibidem. Tome XXIV.
VII. — Sur la morphologie de la colonne vertébrale. Ibidem. Tome XXV.
VIII. Ecker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches, neu bearbeitet von Gaupp. Braunschweig 1899—1901.
IX. Gadow, Vögel. in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.
X. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. Leipzig 1898.
XI. Göppert, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.
XII. —— Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschrift für Gegenbaur. 1896.
XIII. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV und XVI.
XIV. —— Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXII. 1897.
XV. Günther, Contributions to the Anatomy of Hatteria. Philos. Transact. 1867.
XVI. Hatschek, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung. Jena 1889.
XVII. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1876.

XVIII. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Monotremen. Aus Semon, Zool. Forschungsreisen im malayischen Archipel. 1896.

XIX. Hoffmann, Reptilien. in: Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs.

XX. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Wien 1865.

XXI. Osawa, Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LI. 1898.

XXII. Quain, The anatomy of arteries. London MDCCCXLIV.

XXIII. Rabl, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.

XXIV. Rathke, Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier. Denkschriften der Wiener Akademie. 1857.

XXV. Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LVI. 1900.

XXVI. —— Embryonen von Sphenodon etc. Demonstration. Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft auf der 9. Jahresversammlung zu Hamburg. 1899.

XXVII. Schlemm, Anatomische Beschreibung des Blutgefäßsystems der Schlangen. Treviranus' Zeitschrift für Physiologie. 1826.

XXVIII. Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen (auch für die Textfiguren geltend).

a Verbindung zwischen Rippe und Rippenträger,
a' Verbindung der dorsalen Rippenspange mit dem Rippenträger,
Art.vert Arteria vertebralis,
B Basalstumpf,
b dorsaler Fortsatz des Basalstumpfes,
s dorsale Spange an Stelle des proximalen Theiles des Basalstumpfes,
Ch Chorda dorsalis,
C.v Neuralkanal,
K Knochengewebe,
M Rückenmark,
N Neuralbogen,
R Rippe,
r dorsale Rippenspange,
R.T Rippenträger,
W.K Wirbelkörper.

Tafel I.

Fig. 1. Coronella laevis (Embryo). Vorderer Rumpfwirbel. *B.v* ventrales Kapselband, *B.d* dorsales Kapselband, *L* Lymphgefäß.

Fig. 2. Anguis fragilis (Embryo). Vorderer Rumpfwirbel mit Musculus longus colli und Arteria vertebralis. *B.v* ventrales Kapselband. *B.d* dorsales Kapselband, *M.l.c* Musculus longus colli.

Fig. 3. Platydactylus (Embryo). Halswirbel. *B.v* ventrales Kapselband. *B.d* dorsales Kapselband.

Lebenslauf.

Ich, Georg Schöne, evang. Konfession, bin geboren den 14. XI. 1875 zu Berlin als Sohn des Dr. Richard Schöne und seiner Gattin Helene geb. Härtel. Ich besuchte das Königl. Wilhelmsgymnasium zu Berlin, welches ich im Herbst 1893 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Nachdem ich ein Semester in Montpellier Vorlesungen verschiedener Fakultäten besucht hatte, studirte ich von Ostern 1894 an in Heidelberg Medicin. Hier bestand ich Ostern 1896 das Tentamen physicum. Nachdem ich meiner Militärpflicht mit der Waffe während des Winters 1896/97 in Berlin genügt hatte, setzte ich mein Studium ebendort bis Ostern 1898 fort und kehrte alsdann nach Heidelberg zurück. Hier bestand ich im Sommer 1899 die medicinische Staatsprüfung. Am 1. August 1899 wurde ich Assistent am pathologischen Institut zu Heidelberg, nachdem ich während meiner beiden letzten Studiensemester als zweiter Assistent in der hiesigen anatomischen Anstalt gearbeitet hatte.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

STANFORD LIBRA